

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

5

МАЙ



„НАУКА”
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

УДК 001.4 : 582

© 1993

Т. В. Егорова

**О «МЕЖДУНАРОДНОМ КОДЕКСЕ БОТАНИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЫ,
ПРИНЯТОМ ЧЕТЫРНАДЦАТЫМ МЕЖДУНАРОДНЫМ БОТАНИЧЕСКИМ
КОНГРЕССОМ, БЕРЛИН, ИЮЛЬ—АВГУСТ 1987 г.»**

T. V. EGOROVA. ON THE «INTERNATIONAL CODE OF BOTANICAL NOMENCLATURE ADOPTED BY THE
FOURTEENTH INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS, BERLIN, JULY—AUGUST 1987»

Сообщается об основных изменениях и дополнениях в правилах номенклатуры в новом «Международном кодексе ботанической номенклатуры», изданном в 1988 г. в Берлине. Приводится перевод новых статей Кодекса, а также статей, содержащих наиболее существенные изменения. Даются необходимые комментарии.

В 1987 г. XIV Международным ботаническим конгрессом, состоявшимся в Берлине, был принят очередной «Международный кодекс ботанической номенклатуры», который вышел в свет в 1988 г. По установившейся традиции этот Кодекс называют Берлинским («Berlin Code»), подобно тому как от названия городов, где происходили международные ботанические конгрессы, получили свои неофициальные названия предыдущие издания кодексов: например, Ленинградский кодекс («Leningrad code») (International code..., 1978; Международный кодекс..., 1980) и Сиднейский кодекс («Sydney code») (International code..., 1983). При изложении материалов настоящей статьи мы будем пользоваться этими неофициальными названиями кодексов. Берлинский кодекс подготовили и отредактировали W. Greuter, председатель, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, R. Grolle, D. L. Hawks-Worth, D. H. Nicolson, P. C. Silva, F. A. Stafleu, E. G. Voss, члены, J. McNeill, секретарь Редакционного комитета.

При работе в качестве члена Номенклатурного комитета по семенным растениям (Nomenclature Committee for Spermatophyta) с текстами Комитета, присылаемыми его секретарем R. K. Brummitt, мне, может быть, больше, чем другим ботаникам, приходилось обращаться к Берлинскому кодексу для решения разнообразных номенклатурных вопросов, в связи с чем и возникла идея написания этой статьи.

Берлинский кодекс значительно отличается от Сиднейского кодекса и, естественно, еще больше от Ленинградского. В статьях Кодекса появилось довольно много новых параграфов; в текст большого числа статей внесены существенные изменения и дополнения; изменилась редакция статей, текст их стал более коротким и ясным. В категорию правил перешли некоторые Советы (например, ст. 46.2 и 46.3 — это бывшие Советы 46D и 46C). В новую ст. 76 вошел весь текст Совета 75A. 2 статьи (66 и 67) изъяты из Кодекса. Целый ряд примеров, иллюстрирующих правила, заменен на новые; приведены дополнительные примеры.

О важнейших изменениях в правилах номенклатуры, получивших отражение в Берлинском кодексе, сообщается в Предисловии, написанном W. Greuter и

Ж. McNeill. Одно из этих изменений — положение о консервации видовых названий, согласно которому могут быть законсервированы не только названия видов, имеющих большое экономическое значение, как было принято на Сиднейском конгрессе, но также и названия, которые широко и постоянно использовались для таксонов, не включающих в себя их типа (ст. 69). (Эти названия в качестве альтернативного варианта могут быть отвергнуты). Кроме того, теперь разрешается консервировать тип видового названия, которое является типом консервируемого родового названия.

Очень большим изменениям подверглись ст. 7—10, касающиеся типификации таксонов. В ст. 7 вошел весь текст «Руководства по определению типов», которое во всех предыдущих кодексах помещалось в конце основного текста в качестве нумерованного приложения. Конкретизирован принцип приоритета в отношении лектотипификации и неотипификации. Теперь выбранный элемент должен быть ясно обозначен посредством использования термина «тип» или его эквивалента; простое же исключение всех других элементов из протокола таксонов разных рангов не обеспечивает приоритета в лектотипификации. Неотипификация разрешается в тех случаях, когда может быть показано, что весь сохранившийся первоначальный материал отличается таксономически от утраченного голотипа или ранее указанного лектотипа. Исключено из Кодекса положение о том, что при определенных обстоятельствах типом может быть описание.

В Кодексе установлены две новые даты, дополняющие условия действительного обнародования таксонов: 1) начиная с 1 января 1990 г. должно быть точно указано место хранения типа, лектотипа или неотипа названия вида или внутривидового таксона; 2) с этого же времени при указании типа названия нового таксона следует использовать слово «тип» или «голотип».

Важными дополнениями в Кодексе являются детализация условий действительного обнародования монотипных родов, введение принципа приоритета для автонимов, положение о названиях комбинаций, не включающих в себя типа базинима. Существенно конкретизировано содержание ст. 63.1 в которой теперь указывается, что название является излишним (superfluous) при обнародовании, если носящий это название таксон включает в себя голотип или все синтипы, или ранее указанный лектотип приоритетного, законного названия. Серьезное дополнение, касающееся законности некоторых излишних названий, внесено в ст. 63.3. В Кодексе появились новые «Приложения» (см. далее).

Изменения и дополнения, содержащиеся в Берлинском кодексе, по сравнению с Сиднейским, а также с Ленинградским в настоящей статье приведены посредством перевода с английского соответствующих статей Берлинского кодекса (включая примечания, примеры, советы) и необходимых комментариев к ним. Ранее И. А. Линчевским (1982) были приведены и прокомментированы наиболее интересные решения номенклатурной секции XIII Международного ботанического конгресса (Сидней, август, 1981), которые затем получили отражение в опубликованном в 1983 г. Сиднейском кодексе. Поскольку работа Линчевского была написана еще до выхода в свет официального издания Сиднейского кодекса, некоторые статьи либо не получили в ней освещения, либо даны в пересказе, либо в другой редакции. Поэтому мы сочли полезным привести текст наиболее важных из этих статей, но уже в той редакции, в какой они даны в Берлинском кодексе.

Перейдем теперь к цитированию и обсуждению новых и подвергшихся изменению статей Берлинского кодекса в порядке их расположения.

Впервые основному тексту Кодекса предшествует перечень важных в номенклатурном отношении дат, озаглавленный «Important dates in the Code».

Статья 3. Включены два новых параграфа — 3.2 и 3.4.

3.2. «Главные ранги нототаксонов (гибридных таксонов) — нотовид (nothospecies) и нотород (nothogenus). Это такие же ранги, как вид и род, но термины, их обозначающие, отличаются от последних, чтобы указать гибридный характер таксонов (см. Приложение 1)».

3.4. «Как и в случае некоторых грибов с плеоморфным жизненным циклом, положения этого Кодекса не препятствуют публикации и использованию названий формальных родов ископаемых растений».

Статья 4. Включен новый параграф 4.3: «Подчиненные ранги нототаксонов те же самые, что и подчиненные ранги негибридных таксонов, за исключением того, что самым высоким рангом является нотород (см. Приложение 1)».

Статья 6. Включены два новых параграфа — 6.4 и 6.8.

6.4. «Незаконное название — это название, которое считается незаконным согласно ст. 18.3 или 63—65 (см. также ст. 21, Примечание 1 и ст. 24, Примечание 1). Название, которое в соответствии с этим Кодексом было незаконным при обнаружении, не может позднее стать законным, если только оно не законсервировано или не санкционировано».

6.8. «Автонимы — это такие названия, которые могут быть установлены автоматически согласно ст. 19.4, 22.2 и 26.2 независимо от того, были они формально образованы или нет».

Статья 7. В некоторые параграфы этой статьи, а также в Совет 7В и в новые «Примечания» вошел текст «Руководства по определению типов», которое было изъято из Берлинского кодекса, но в прежних кодексах составляло самостоятельный раздел, помещенный перед «Приложениями».

Включение «Руководства...» в ст. 7 — нововведение, несомненно, полезное, так как теперь все вопросы, связанные с типификацией, рассматриваются в одном месте Кодекса, что способствует их лучшему пониманию и восприятию.

7.3. Изменено начало первой фразы: «Голотип — это один экземпляр или рисунок...». Выражение «другой элемент», которое употреблялось в предыдущих изданиях Кодекса, здесь конкретизировано словом «рисунок». Примечание к этому параграфу включает в себя текст пункта 1 бывшего «Руководства...», но начинается оно иначе: «Любое указание, сделанное первоначальным автором...». Прежде было: «Выбор, сделанный первоначальным автором...».

7.4. Дополняется текст двух первых фраз: «Если автор, описавший таксон, не указал голотипа, или когда голотип был утерян или разрушен, или когда материал, обозначенный как тип, принадлежит, как удалось установить, к более чем одному таксону, то в качестве замены может быть указан лектотип или, если это допустимо (ст. 7.9), — неотип. Лектотипу всегда должно отдаваться предпочтение перед неотипом, за исключением случаев, предусмотренных ст. 7.10». К последней фразе этого параграфа: «Если не имеется ни изотипа, ни синтипа, ни какого-либо первоначального материала, то может быть выбран неотип» сделана сноска: «Применительно к этому Кодексу „первоначальный материал“ включает рисунки, исследованные первоначальным автором к моменту публикации названия и связываемые им с таксоном, которому он дал это название».

7.5. Изменено начало фразы: «Лектотип — это экземпляр или рисунок, выбранный из первоначального материала...». В этом параграфе, так же как и в параграфах 7.3 и 7.9, словом «рисунок» заменено выражение «другой элемент».

7.6. Сокращен текст параграфа: «Изотип — это каждый дубликат голотипа; это всегда экземпляр».

7.8. Вводится текст об определении паратипа: «Паратип — это экземпляр или рисунок, цитированные в протологе, которые не являются ни голотипом, ни изотипом, ни одним из синтипов, если два или более экземпляров были одновременно указаны как типы».

7.9. Содержит несколько измененный текст бывшего параграфа 7.8: «Неотип — это экземпляр или рисунок, выбранный, чтобы служить номенклатурным типом до тех пор, пока отсутствует весь материал, на котором было основано название таксона (см. также ст. 7.10)».

7.10. Включен сокращенный и измененный текст пункта 1с прежнего «Руководства по определению типов»: «Если голотип или прежде указанный лектотип был утерян или разрушен и может быть показано, что весь остальной оригинальный материал отличается таксономически от разрушенного типа, то может быть выбран неотип, причем таким образом, чтобы сохранить использование названия в том смысле, в каком оно было установлено предыдущей типификацией (см. также ст. 8.5)».

7.11. Содержит текст бывшего параграфа 7.9 вместе с приведенным примером.

7.12. Содержит сокращенный текст бывшего параграфа 7.10: «Новое название, образованное от обнародованного ранее законного названия (stat. nov., comb. nov.), во всех случаях типифицируется типом базионима (см. ст. 55.2)». Приведен новый, более удачный Пример 2: «*Iridaea splendens* (Setch. et Gardner) Papenf., *I. cordata* var. *splendens* (Setch. et Gardner) Abbott и *Gigartina cordata* var. *splendens* (Setch. et Gardner) Kim имеют тот же тип, что и их базионим *Iridophycus splendens* Setch. et Gardner, а именно Gardner 7781 (UC 539565)».

7.13. Содержит текст прежнего параграфа 7.11, дополненный фразой: «Автоматическая типификация не применима к названиям, санкционированным¹ ст. 13.1 (d)».

7.14. Содержит текст прежнего параграфа 7.12.

7.15. Содержит сокращенный текст прежнего параграфа 7.13: «Если действительное обнародование осуществляется путем ссылки на описание, обнародованное до исходной даты, то это описание должно использоваться для целей типификации».

7.16. Содержит новый текст: «Название, действительно обнародованное путем ссылки на предыдущее эффективно обнародованное описание или диагноз (ст. 32.3), должно быть типифицировано элементом, выбранным из контекста этого описания или диагноза, если при обнародовании автор не указал ясно другого типа». На двух примерах хорошо показано, как следует типифицировать таксон, обнародованный путем ссылки на предшествующие источники. Пример 3: «Поскольку название *Adenantha bicolor* Moen (1824) было действительно обнародовано единственно только путем ссылки на таблицу в работе Rumphius, Herbarium Amboinense, 3: t. 112, то типом этого названия при отсутствии экземпляра, который был на ней изображен, является рисунок, на который была сделана ссылка. Типом нельзя считать экземпляр из Кью, собранный Moen и обозначенный „*Adenantha bicolor*“, так как Moen ясно не обозначил последний как тип». Пример 4: «*Echium lycopsis* L. (Fl. Angl. 12. 1757) был обнародован без описания, но со ссылкой на Ray (Syn. Meth. Stirp. Brit. ed. 3. 227. 1724), у которого „*Lycopsis*“ sp. обсуждается с цитированием более ранних источников, включая Bauhin (Pinax... 255. 1623), но также без описания. Принятое действительное описание — это описание Bauchin, и тип должен быть выбран из контекста его работы. Поэтому экземпляр Sherard в гербарии Morison (OXF), выбранный Klotz (Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg Math.-Naturwiss. Reihe 9: 375—376. 1960), не может быть принят как тип, хотя, вероятно, он

¹ Объяснение термина «санкционированные названия», впервые появившегося в Сиднейском кодексе, дается в ст. 13.

учитывал данные Ray. Первым выбором типа, который следует принять, является выбор цитированного Ray и Bauhin рисунка „*Echii altera species*“ в работе Dodonaeus (Stirp. Hist. Pempt. 620. 1583); этот выбор был предложен P. E. Gibbs (Lagascalta 1 : 60—61. 1971) и формально был сделан W. T. Stearn (Ray Soc. Publ. 149, Introd. 65. 1973)».

7.17. Содержит текст прежнего параграфа 7.14 и поясняющего его примера.

7.18. Содержит текст прежнего параграфа 7.15.

7.19. Включает в себя несколько измененный текст прежнего параграфа 7.16: «Типификация названий формальных родов ископаемых растений (ст. 3.3), родов несовершенных грибов (ст. 59) и других аналогичных родов или таксонов более низкого ранга не отличается от указанной выше». **Примечание.** «См. также ст. 59, где детально рассматривается типификация названий некоторых грибов с плеоморфным жизненным циклом».

Следующие два параграфа — 7.20 и 7.21 содержат новый текст.

7.20. «Типификация названий, принятых в работах, приведенных в ст. 13.1 (d) и посредством этого санкционированных, может быть осуществлена с использованием каких-либо содержащихся в этих работах данных, связанных с названием таксона».

7.21. «Автомим имеет тот же тип, что и название, от которого он был произведен».

Ст. 7 завершается советами, число которых увеличилось за счет нового текста и включения ряда пунктов из бывшего «Руководства по определению типов».

Совет 7А. Включен в неизменном виде.

Совет 7В. Содержит семь параграфов вместо одного.

7В.1. Представляет собой сокращенный вариант пункта 4с «Руководства ...»: «Если голотип не был указан первоначальным автором и в наличии нет синтипов, то лектотип следует выбрать из числа дубликатов синтипов (изосинтипов), если таковые имеются. Если в наличии нет ни изотипа, ни синтипа, ни изосинтипа, то в качестве лектотипа может быть выбран паратип, если таковой имеется».

Формулировка этого Совета содержит неточности, так как если в протологе не был указан голотип, то не может существовать и изотипов, если не указано ни голотипа, ни синтипов, то не могут существовать и паратипы.

7В.2. Содержит новый текст: «Типификация названий, для которых не был указан голотип, должна производиться со знанием метода работы автора, в особенности следует иметь в виду, что некоторых материалов, использованных автором при описании таксона, могло не быть в собственном гербарии автора или они могли не сохраниться, и наоборот, при описании таксона мог быть использован не весь материал, сохранившийся в гербарии автора».

7В.3, 7В.4. Включают в себя тексты пунктов 4 и 4d «Руководства ...».

7В.5. Основан на текстах бывшего Совета 7В и пункта 4е «Руководства ...» и имеет следующую редакцию: «В тех случаях, когда два или более разнородных элементов включены или процитированы при первоначальном описании, лектотип следует выбирать таким образом, чтобы сохранить обиходное употребление названия. Если, однако, другой автор уже выделил один или более элементов в качестве других таксонов, то остаток или часть его следует обозначить как лектотип при условии, что этот элемент не противоречит первоначальному описанию или диагнозу (см. ст. 8.1)».

7В.6. Содержит новый текст: «Лектотипом названия ископаемого вида в тех случаях, когда это необходимо, следует считать, если это возможно, экземпляр, изображенный в период действительного обнародования названия (ст. 7.18)».

7В.7. Содержит новый текст: «Если комбинация в ранге подразделения рода была обнародована в составе рода, название которого еще не было типифицировано, лектотип родового названия следует выбрать из подразделения рода, которое было номенклатурно обозначено как типичное, если это очевидно».

Совет 7С. Содержит сокращенный текст пункта 5 прежнего «Руководства по определению типов»: «При выборе неотипа необходимы особая осторожность и критический подход, так как автор ревизии при решении вопроса о том, что лучше всего соответствует протологу, не может обычно руководствоваться ничем, кроме собственного мнения, и если этот выбор окажется ошибочным, то в итоге неизбежны дальнейшие перемены».

Статья 8. Значительно переработана и дополнена новыми параграфами. Далее приводится ее полный текст.

8.1. «Необходимо следовать автору, который впервые указал лектотип или неотип, но его выбор отменяется: (a) если обнаруживается голотип или в случае неотипа что-либо из первоначального материала; выбор может быть также отменен, (b) если можно доказать, что он серьезно противоречит протологу и что в наличии имеется другой элемент, который не противоречит протологу, или (c) если выбор был сделан в большой степени механически, или (d) если он находится в противоречии со ст. 9.2».

Изменен текст следующего за этим параграфом примера, который поясняет вариант «с». **Пример 1.** «Авторы, следуя Американскому кодексу ботанической номенклатуры, канон 15 (Bull. Torrey Bot. Club 34: 172. 1907), указывали в качестве типа „первый по порядку биномиальный вид“ („the first binomial species in order“), являющийся приемлемым при некоторых определенных условиях. Такой выбор рассматривается как в большой степени механический. Поэтому первая лектотипификация *Delphinium* L., сделанная Britton (in Britton a. Brown, Ill. Fl. N. U. S. ed. 2, 2: 93. 1913), который, следуя Американскому кодексу, выбрал в качестве типа *D. consolida* L., была отменена Hitchcock и Green (Nomencl. Prop. Brit. Botanists 162. 1929) посредством выбора в качестве типа *D. peregrinum* L. Поскольку в описании Линнея сказано, что *Delphinium* имеет „germina tria vel unum“, одноплодолистиковый *D. consolida* „не обнаруживает серьезного противоречия с протологом“. Его нельзя было бы отменить как тип другим способом, хотя трехплодолистиковый *D. peregrinum* было бы лучше выбрать в качестве типа названия рода, так как последний отнесен его автором к Polyandria Triginia».

Последняя фраза примера представляет некоторые трудности для понимания и поэтому нуждается в пояснении. Смысл ее состоит в том, что выбор *D. consolida* в качестве лектотипа оказалось возможным отменить только потому, что этот выбор был сделан механически, но его нельзя было отменить на том основании, что выбор *D. peregrinum* в качестве типа рода был бы более целесообразным.

8.2. «При определении приоритета согласно ст. 8.1 следует иметь в виду, что тип считается указанным, только если он эффективно обнародован». В этом и следующем параграфах речь идет о приоритете в отношении выбора лектотипа или неотипа.

8.3. «При определении приоритета согласно ст. 8.1 следует иметь в виду, что тип считается указанным только в тех случаях, когда он определенно принимается как таковой типифицирующим автором и когда типовой элемент ясно указывается путем прямого цитирования с использованием термина „тип“ или его эквивалента».

Пример 2. «Выражение „стандартные виды“ („standard species“), использованное Hitchcock и Green (Nomencl. Prop. Brit. Botanists 110—199. 1929) в названной работе и в „Cambridge rules“ (1935) (в которых оно подчинено словам „species lectotypicae propositae“) („виды, предложенные в качестве лектотипов“), теперь рассматриваются как эквивалент термина „тип“, и, следовательно, лектотипификация в этих работах считается принятой».

Пример 3. «Род *Stapelia* L. включал при первоначальном описании 2 вида, *S. variegata* и *S. hirsuta*. Haworth (Syn. Pl. Succ. 19, 40. 1812) перенес первый

вид в свой новый род *Orbea*, оставив последний вид в роде *Stapelia*. Но поскольку он не использовал термина „тип“ или его эквивалента, его действие не является лексотицификацией в соответствии со ст. 8.1. Первой лексотицификацией *Stapelia*, которая считается принятой согласно ст. 8.1, является лексотицификация Hitchcock и Green (Nomencl. Prop. Brit. Botanists 137. 1929), выбравших в качестве лексотици *S. variegata*.

Из приведенного примера следует, что голотип рода *Orbea S. variegata*, законный на основании ст. 37.2, указан в качестве лексотици рода *Stapelia* после обнаружения рода *Orbea*, вследствие чего этот род, согласно ст. 63.1, является также законным. Поэтому в случае признания рода *Orbea*, чего нельзя исключить, встанет вопрос об изменении лексотици рода *Stapelia*. Замена лексотици у такого маленького рода, как *Stapelia*, возможно, не так существенна, но изменение лексотици более крупного рода может привести к серьезным номенклатурным изменениям. Отсюда вытекает необходимость внести коррективы в практику выбора лексотиципов, по крайней мере лексотиципов родов. Возможно, следует перевести из Совета 7B.5 в категорию правил положение о том, что лексотици должен выбираться из числа элементов, не выделявшихся в другие таксоны, а если он был выбран из элементов, выделявшихся в другие таксоны, то этот выбор должен быть отменен.

8.4. «Начиная с 1 января 1990 г. лексотицификация и неотицификация названия вида или внутривидового таксона посредством экземпляра или неопубликованного рисунка не является эффективно обнаруженной, если не указан гербарий или учреждение, в котором хранится тип».

8.5. «Неотип, выбранный согласно ст. 7.10, может быть отменен, если будет доказано, что он отличается таксономически от голотици или лексотици, которые он заменяет».

Статья 9. Существенно изменен конец параграфа 9.3: «Если невозможно сохранить экземпляр в качестве типа названия вида или внутривидового таксона современных растений, или если для этого названия нет типового экземпляра, то типом может быть изображение». В Ленинградском кодексе этот параграф заканчивается словами: «... то типом может быть описание или изображение».

Таким образом, описание теперь не может служить типом, что, однако, едва ли правильно, поскольку в протоколах многих видов, описанных в XVIII и XIX в., нет ссылок на гербарные образцы и рисунки, вследствие чего такие виды не могут быть типифицированы по данным протокола. В предисловии к Берлинскому кодексу отмечено, что исключение положения о типификации названия описанием связано с тем, что, по мнению многих ботаников, это положение было равнозначно отступлению от типового метода.

Статья 10. Текст ее почти не отличается от такового в Сиднейском кодексе, но он существенно иной, чем в Ленинградском. Поскольку Линчевским (1982) содержание статьи передано в информативной форме, приводим здесь ее полный текст.

10.1. «Типом названия рода или любого его подразделения является тип названия вида (кроме случая, предусмотренного ст. 10.3). При указании или цитировании типа рода достаточно привести только название типового вида, т. е. оно рассматривается как полный эквивалент его типа».

10.2. «Если в протоколе названия рода или любого его подразделения сделана ссылка на названия одного или более видов, то тип следует выбрать из типов этих названий. Если такой ссылки нет, то тип следует выбрать иначе, однако выбор должен быть отменен, если можно доказать, что выбранный тип не соответствует никакому материалу, связанному с протоколом».

10.3. «Посредством консервации (ст. 14.8) типом названия рода может быть экземпляр или рисунок, использованный автором при подготовке протолога, но иной, чем тип названия включенного в протолог вида».

Пример 1. «Генеральный комитет одобрил консервацию *Physconia* Poelt с экземпляром „Germania, Lipsia in Tilia“, 1767, Schreber sub „*Lichen pulverulentus*“ (М), который был использован в качестве типа рода».

10.4. «Название семейства или любого его подразделения имеет тот же самый тип, что и название рода, на котором оно основано (см. ст. 18.1). Для указания или цитирования типа достаточно привести только название рода. Название семейства или подсемейства, не основанное на родовом названии, имеет тот же самый тип, что и соответствующее альтернативное название (ст. 18.5 и 19.7)».

10.5. «Принцип типификации не применяется к названиям таксонов рангом выше семейства, за исключением тех названий, которые типифицируются автоматически как основанные на родовых названиях (см. ст. 16). Типом такого названия является тип родового названия, на котором оно основано».

Примечание 1. «О типификации некоторых названий подразделений родов см. ст. 22».

Соем 10А

10А.1. «Если элемент, выбранный согласно ст. 10.3, является типом видового названия, то это название может быть процитировано в качестве типа родового названия. Если выбранный элемент не является типом видового названия, то должен быть процитирован данный типовой элемент и при этом желательно указать в скобках его правильное название».

Статья 13. Дополнен и изменен текст параграфа 13.1 (d), где указаны исходные даты, с которых начинается действительное обнародование названий ряда групп споровых растений. В Сиднейском и Берлинском кодексах в этот параграф включены 4 части параграфа 13.1 (d, e, f, h) Ленинградского кодекса. Приводим берлинский вариант текста параграфа 13.1 (d): «*Fungi* (включая *Mycomycetes* и лишайникообразующие грибы), 1 мая 1753 (Linnaeus, *Species Plantarum* ed. 1). Названия, относящиеся к *Uredinales*, *Ustilaginales* и *Gasteromycetes* и принятые Persoon (*Synopsis Methodica Fungorum*, 31 декабря 1801), и названия других грибов (исключая *Mycomycetes*), принятые Fries (*Systema Mycologicum*, тома с 1 (1 января 1821) по 3 с дополнительным Указателем (1832) и *Elenchus Fungorum*, тома 1—2), являются санкционированными, т. е. они рассматриваются, как если бы они были законсервированы взамен более ранних омонимов и конкурирующих (competing) синонимов. В номенклатурном отношении названия, данные лишайникам, должны рассматриваться как относящиеся к их грибному компоненту».

Термин «санкционированные названия» впервые появился в Сиднейском кодексе, в том же параграфе 13.1 (d), но тогда он еще не использовался в других статьях. В Берлинском кодексе этот термин употребляется довольно широко. Выражение «конкурирующие синонимы» использовано только в данной статье Берлинского кодекса.² Это — названия, относящиеся к тому же таксону, что и санкционированное название, но обнародованные раньше, чем оно.

13.4. К тексту этого параграфа добавлена фраза, которая заменяет изъятую из Берлинского кодекса ст. 74: «Написание родовых названий, включенных в первое издание „*Species Plantarum*“ Линнея, не следует изменять на том основании, что в пятом издании „*Genera Plantarum*“ принято другое их написание».

² См. также ст. 14.3 Ленинградского кодекса или ст. 14.5 Берлинского кодекса, где употребляется термин «конкурирующие названия».

Данное правило появилось в Сиднейском кодексе и было приведено Линчевским (1982). Однако вследствие важности этого правила оно процитировано здесь еще раз.

Статья 14. Существенно дополнен текст параграфа 14.9: «Консервируемое название вместе с соответствующими автонимами консервируется взамен всех более ранних омонимов. Более ранний омоним консервированного или санкционированного названия не становится незаконным вследствие этого консервирования или санкционирования, но не пригоден для использования, однако, будучи законным, он может служить базисом для другого названия или комбинации, основанных на том же самом типе (см. также ст. 68.3)».

Этот параграф представляет собой расширенный вариант параграфа 14.7 Ленинградского кодекса.

Пример. «Родовое название *Smithia* Aiton (1789), консервируемое взамен *Dampiera* Adanson (1763), тем самым автоматически консервируется и взамен более раннего омонима *Smithia* Scop. (1777)».

Добавлен параграф 14.12: «Названия, помещенные в список консервируемых названий, не могут быть оттуда удалены. Подобным же образом название, однажды санкционированное, остается санкционированным, даже если в другом месте в санкционирующих работах санкционирующий автор не признает его».

Статья 17. В параграф 17.1 Берлинского кодекса, так же как и Сиднейского, не вошла фраза, приведенная Линчевским (1982 : 1559): «Описательные названия порядков и подпорядков, обнародованные после 1 января 1983 г., являются недействительно обнародованными».

Статья 18. Значительно дополнен текст параграфа 18.1. В отличие от предыдущих кодексов в нем четко определен способ образования названия семейства: «Название семейства — имя прилагательное во множественном числе, употребляемое как существительное; оно образуется от родительного падежа единственного числа законного названия включенного рода путем замены его окончания в родительном падеже единственного числа (в словах латинского происхождения: *-ae*, *-i*, *-us*, *-is*; в словах греческого происхождения: *-oi*, *-os*, *-es*, *-as*, или *-ous*, включая эквивалент последнего — *-eos*) на окончание *-aceae*. Для родовых названий неклассического происхождения в тех случаях, когда нельзя провести их аналогию с классическими названиями, чтобы определить окончание в родительном падеже единственного числа, окончание *-aceae* добавляется к целому слову. Для родовых названий с альтернативными родительными падежами следует сохранить родительный падеж, использованный первоначальным автором».

Пример 1. «Названия семейств, основанные на родовом названии классического происхождения: *Rosaceae* (от *Rosa*, *Rosae*), *Salicaceae* (от *Salix*, *Salicis*), *Plumbaginaceae* (от *Plumbago*, *Plumbaginis*), *Rhodophyllaceae* (от *Rhodophyllus*, *Rhodophylli*), *Rhodophyllidaceae* (от *Rhodophyllis*, *Rhodophyllidos*), *Sclerodermataceae* (от *Scleroderma*, *Sclerodermatos*), *Aextoxicaceae* (от *Aextoxicon*, *Aextoxicou*), *Potamogetonaceae* (от *Potamogeton*, *Potamogetonos*)».

Пример 2. «Названия семейств, основанные на родовых названиях неклассического происхождения: *Nelumbonaceae* (от *Nelumbo*, *Nelumbonis*, склоняется аналогично слову *umbo*, *umbonis*), *Ginkgoaceae* (от *Ginkgo*, несклоняемое слово)».

Статья 19. Изменена редакция параграфов 19.1 и 19.4.

19.1. «Название подсемейства — имя прилагательное во множественном числе, употребляемое как имя существительное; оно образуется таким же образом, как и название семейства, но с использованием окончания *-oideae* вместо *-aceae*».

19.4. «Первое действительное обнародование названия подразделения семейства, которое не включает типа правильного названия семейства, автоматически устанавливает соответствующий автоним (см. также ст. 32.6, и 57.3)».

Текст о том, что на автонимы распространяется принцип приоритета, вошел в параграфы 32.6 и 57.3 (см. далее), а не в параграфы 9.4, 22.2 и 26.2, как было отмечено Линчевским (1982).

Ст. 19 дополнена параграфом 19.7. «Если *Papilionaceae* включается в семейство *Leguminosae* (альтернативное название *Fabaceae*, см. ст. 18.5) в качестве подсемейства, то название *Papilionoideae* может использоваться как альтернативное вместо *Faboideae*».

Статья 22. Параграф 22.1. этой статьи содержит важное положение, уже вошедшее в Сиднейский кодекс, о чем сообщил Линчевский (1982). Оно касается того, что правило автонимии распространяется на все подразделения рода, включая подсекции и более низкие подразделения. Это положение имеет следующую формулировку: «Название любого подразделения рода, которое включает тип правильного названия рода, к которому оно отнесено, повторяет в качестве своего эпитета неизменное название этого рода без указания фамилии автора (см. ст. 46). Такие названия представляют собой автонимы (ст. 6.8; см. также ст. 7.21)».

Примечание. «Это положение применяется только к названиям тех подчиненных таксонов, которые включают тип принятого названия рода (но см. Совет 22А)».

Сокращен и изменен текст параграфа 22.2. «Первое действительное обнародование названия подразделения рода, которое не включает типа правильного названия рода, автоматически устанавливает соответствующий автоним (см. также ст. 32.6 и 57.3)».

Статья 26. Изменен текст обоих параграфов этой статьи.

26.1. «Название любого внутривидового таксона, который включает тип правильного названия вида, к которому он относится, должно повторять в неизменном виде название видового эпитета без фамилии автора (см. ст. 46). Такие названия представляют собой автонимы (ст. 6.8; см. также ст. 7.21)».

Примечание. «Это положение применяется только к названиям тех подчиненных таксонов, которые включают тип принятого названия вида (но см. Совет 26А)».

26.2. «Первое действительное обнародование названия внутривидового таксона, который не включает тип правильного названия вида, автоматически устанавливает соответствующий автоним (см. также ст. 32.6 и 57.3)». **Пример 2**, содержащийся в этом параграфе ранее, заменен на следующий, более ясный: «*Utricularia stellaris* L. f. (1781) включает *U. stellaris* var. *coromandeliana* A. DC. (1844) и *U. stellaris* L. f. var. *stellaris* (1844), автоматически установленную в то же самое время. Если *U. stellaris* включается в *U. inflexa* Forsskål (1775) в качестве разновидности, то правильным названием этой разновидности является, согласно ст. 57.3, *U. inflexa* var. *stellaris* (L. f.) P. Taylor (1961)».

Статья 29. Изъят бывший в прежних кодексах параграф 29.2.

Статья 32. Текст, касающийся прямой и не прямой ссылок, оформлен в виде отдельного параграфа 32.3 (в связи с чем изменилась нумерация последующих параграфов): «Действительное обнародование названия может быть произведено путем прямой или не прямой ссылки на ранее и эффективно обнародованные описание или диагноз (ст. 32.4). Однако начиная с 1 января 1953 г. ссылка при обнародовании названия должна быть, как это определено ст. 33.2, прямой и полной».

Ст. 32 дополнена параграфом 32.6: «Автотимы рассматриваются как действительно обнародованные названия и датируются временем публикации источника, в котором они были установлены (см. ст. 19.4, 22.2, 26.2), независимо от того, имеются они или нет в тексте этого источника».

Статья 33. Дополнена *Советом 33А.1*: «Полная и прямая ссылка на место публикации базиса или заменяемого синонима должна непосредственно следовать за новой комбинацией или новым названием (nomen novum). Ее не следует давать путем ссылки на библиографию в конце публикации или на другие части этой публикации путем использования сокращений „loc. cit.“ или „op. cit.“».

Заменяемый синоним (обычно это поздний омоним) — прежнее название таксона, для которого устанавливается новое название (nomen novum).

Статья 34. Исключены пункт с из параграфа 34.1 и связанный с этим пунктом параграф 34.3. Дополнен новым важным положением текст бывшего параграфа 34.4 (теперь он обозначен как 34.3), касающегося альтернативных названий: «Это правило не применяется в тех случаях, когда одна и та же комбинация одновременно используется в разных рангах, т. е. или для внутривидовых таксонов в пределах вида, или для подразделений рода в пределах рода (см. Советы 22А.1—2, 26А.1—3)». Это положение поясняется в новом Примере 11: «Описание „*Malvastrum bicuspidatum* subsp. *tumidum* S. R. Hill var. *tumidum*, subsp. et var. nov.“ (Brittonia 32 : 474. 1980) одновременно делает действительно обнародованными оба таксона — *M. bicuspidatum* subsp. *tumidum* S. R. Hill и *M. bicuspidatum* var. *tumidum* S. R. Hill».

К параграфу даны примечания и пример, касающиеся названий грибов. Примечание. «Названия грибной голоморфы (fungal holomorph) и соответствующей анаморфы (см. ст. 59), даже если они одновременно действительно обнародованы, не являются альтернативными названиями в смысле ст. 34.3. Они имеют разные типы и не принадлежат к одному и тому же таксону: считается, что голоморфа включает анаморфу, но не наоборот».

Пример. «*Lasiosphaeria elinorae* Linder (1929), название грибной голоморфы и обнародованное одновременно с ним название соответствующей анаморфы *Helicosporium elinorae* Linder являются действительно обнародованными и могут использоваться согласно ст. 59.5».

Статья 37. Несколько изменено содержание параграфа 37.1: «Начиная с 1 января 1958 г. обнародование названия нового таксона в ранге рода или в более низком ранге считается действительным только в том случае, если указывается голотип (см. ст. 7—10; см. также ст. 11.9, Примечание 1, касающееся названия некоторых гибридов)».

Действие этого параграфа теперь не распространяется на обнародование таксонов в ранге семейства.

Статья включает в себя четыре новых параграфа.

37.2. «При обнародовании названия нового рода или его подразделения ссылка (прямая или не прямая) на единственный тип названия вида может рассматриваться как указание голотипа (см. также ст. 22.4, но см. ст. 37.4)».

Текст этого параграфа не следует понимать так, что при описании нового рода или его подразделения необходимо указывать тип вида, так как, согласно ст. 10.1 (см. выше), для указания типа названных таксонов достаточно процитировать только название вида. Но если тип вида приводится и причем только один, то его можно рассматривать как голотип.

37.3. «При обнародовании названия нового вида или внутривидового таксона цитирование единственного элемента может рассматриваться как указание голотипа (но см. ст. 37.4). Цитирование одного только пункта сбора эк-

земляра без конкретной ссылки на экземпляр не является указанием голотипа. Требуется цитирование имени коллектора, или коллекционного номера, или даты сбора, или ссылка на какую-либо другую деталь типового экземпляра и рисунок».

37.4. «При обнародовании названия нового таксона указание голотипа начиная с 1 января 1990 г. должно сопровождаться словами „*typus*“ или „*holotypus*“, или их сокращенным вариантом, или их эквивалентом в современном языке».

В русском языке — „тип“ или „голотип“.

37.5. «При обнародовании названия нового вида или внутривидового таксона, типом которого является экземпляр или неопубликованный рисунок, следует указывать начиная с 1 января 1990 г. гербарий или учреждение, где хранится этот тип».

Примечание. «Указание гербария или учреждения может быть сделано в сокращенной форме, т. е. как это дано в *Index Herbariorum*».

Статья 39. К этой статье, касающейся условий действительного обнародования новых таксонов современных водорослей, дан Совет 39А: «Изображение или рисунок согласно требованиям ст. 38 должны быть сделаны по имеющимся в наличии образцам, предпочтительно по голотипу».

Статья 41. Прежде включавшая в себя только один параграф 41.1 (теперь он имеет номер 41.2) с текстом об условиях действительного обнародования названия рода, эта статья дополнена двумя параграфами, в которых рассматриваются условия действительного обнародования названия семейства и вида.

41.1. «Для того чтобы быть действительно обнародованным, название семейства должно сопровождаться: (а) описанием или диагнозом семейства или (b) ссылкой (прямой или непрямой) на ранее эффективно обнародованное описание или диагноз семейства или подразделение семейства». Пример. «Название *Pseudoditrichaceae* fam. nov. не было действительно обнародовано Steere и Iwatsuki (Canad. J. Bot. 52: 701. 1974), так как оно не сопровождалось ни латинским диагнозом или описанием, ни ссылкой на то или другое, а только включением в семейство единственного рода и вида (см. ст. 31.1(e)) „*Pseudoditrichium mirabile* gen. et. sp. nov.“, которые были действительно обнародованы здесь единым (a single) латинским диагнозом согласно ст. 42».

41.3. «Для того чтобы быть действительно обнародованным, название вида должно сопровождаться (а) описанием или диагнозом вида (но см. ст. 42 и 44), или (b) ссылкой на ранее и эффективно обнародованное описание или диагноз вида или внутривидового таксона, или (c) при определенных обстоятельствах ссылкой на род, название которого было ранее и действительно обнародовано посредством описания или диагноза. Ссылка, упомянутая в пункте (c), может быть сделана только в том случае, если ни автор названия рода, ни автор названия вида не указывают для рассматриваемого рода больше одного вида».

Параграф 41.3 снабжен важным примером, где поясняется пункт (c), который касается довольно редких случаев действительного обнародования видового названия путем одного только указания на его принадлежность к ранее действительно обнародованному роду при условии, что при обнародовании последнего не были указаны видовые названия и впервые к этому роду был отнесен только один вид.

Пример. «*Trilepisium* Thouars (1806) был обнародован посредством родового описания, но без упоминания названия вида. *Trilepisium madagascariense* DC. (1828) был предложен впоследствии без описания вида. Ни у одного из авторов нет указания о том, что род включает более одного вида. Поэтому вид *de Candollea* является действительно обнародованным».

Статья 42. Содержит значительно уточненный текст, касающийся условий действительного обнародования рода, который на момент установления был монотипным. Статья включает в себя теперь только два параграфа.

42.1. «Названия рода и вида рассматриваются как одновременно действительно обнародованные посредством приведения единого (a single) родового и видового описания (descriptio generico-specifica) или диагноза, даже если оно предназначалось только как родовое или видовое в тех случаях, когда соблюдаются следующие условия: (a) если род является на это время монотипным; (b) если никакие другие названия (в любом ранге), основанные на том же самом типе, не были ранее действительно обнародованы; (c) если названия рода и вида в других отношениях удовлетворяют требованиям действительного обнародования. Требование наличия такого описания или диагноза не может быть обеспечено ссылкой на более раннее описание или диагноз». Примечание 1. «В этом контексте монотипный род — это род, в котором действительно обнародован только один биномиал, даже если автор может указать, что к роду относятся и другие виды».

Пример 1. «Названия *Kedarnatha* Mukherjee et Constance (Brittonia 38: 147. 1986) и *Kedarnatha sanctuarii* Mukherjee et Constance, из которых последнее принадлежит единственному виду в новом роде, являются действительно обнародованными, несмотря на то что латинским описанием снабжено только родовое название».

Пример 2. «*Piptolepis phillyreoides* Benthham — новый вид, отнесенный к монотипному новому роду *Piptolepis*, обнародован вместе с этим родом посредством объединенного родового и видового описания».

Пример 3. «При обнародовании *Phaelypea* без родового описания P. Browne (Civ. Nat. Hist. Jamaica 269. 1756) включил в него и описал единственный вид, название которого является описательной фразой („a phrase-name“³), а не биномиалом. Поэтому ст. 42 не применима к данному случаю, и род *Phaelypea* не является действительно обнародованным».

42.2. «До 1 января 1908 г. изображение растения с анализом или для несоудистых растений рисунок, показывающий детали, помогающие определению, являются приемлемыми для случаев, предусмотренных этой статьёй, вместо написанного описания или диагноза».

Примечание 2. «Анализ в этом контексте — это рисунок или группа рисунков, расположенных обычно отдельно от основного изображения растения (хотя, как правило, на той же странице или таблице), показывающие детали и помогающие определению, с отдельной подписью или без нее».

Пример 4. «Родовое название *Philgamia* Baillon (1894) является действительно обнародованным, так как оно появилось на таблице с анализом, где изображен единственный включенный в этот род вид *P. hibbertioides* Baillon, и было обнародовано до 1 января 1908 г.».

Статья 45. В параграфе 45.1 после фразы о том, что если при обнародовании названия таксона одновременно не были выполнены все условия, необходимые для его действительного обнародования, то датой обнародования считается дата выполнения последнего условия, добавлена новая фраза, уточняющая содержание предыдущей: «Однако название должно быть обязательно принято в месте его действительного обнародования».

Это дополнение означает, что название должно быть принято в том источнике, где оно, наконец, стало действительно обнародованным.

Статья содержит несколько новых примеров к параграфам 45.1 и 45.4.

³ Т. е. полиномиалом. — Т. Е.

Статья 46. Дополнена двумя новыми параграфами — 46.2 и 46.3, содержащими в неизменной (46.2) или несколько измененной (46.3) редакции текст, который в Ленинградском и Сиднейском кодексах входит соответственно в Советы 46D и 46C. Этот текст касается использования слов „in“ и „ex“ при цитировании фамилий авторов и литературных источников. Заменен (уже в Сиднейском кодексе) текст обоих параграфов Совета 46B. Перевод его дан в статье Линчевского (1982 : 1560). Этот текст касается романизации фамилий авторов, цитируемых при научных названиях таксонов.

Изменились буквенные индексы советов: Совет 46B теперь обозначается как 46C, Совет 46F — как 46D, Совет 46E исключен.

Статья 48. Существенно дополнен текст параграфа 48.1.

48.1. «Если автор принимает существующее название, но определенно исключает его первоначальный тип, то это считается обнародованием позднего омонима, который должен быть приписан только этому автору. Подобным же образом, если автор, который принимает название, делает ссылку на его несомненный базионим, но определенно исключает тип последнего, то это считается обнародованием нового названия, которое должно быть приписано только этому автору. Определенное исключение типа может быть осуществлено путем одновременного включения типа в другие таксоны того же самого автора (см. также ст. 59.6)».

Вторая фраза этого параграфа касается, например, таких нередких в таксономической практике ситуаций, когда автор делает новую комбинацию для растения, встречающегося на определенной территории, и основывает эту комбинацию на базиониме, который является названием растения, не произрастающего на данной территории, т. е. автор таким образом определенно исключает тип базионима. Согласно параграфу 48.1, автор в этом случае является автором нового названия, а не комбинации (см. Пример 2).

Пример 1. «Sirodot (1872) поместил тип *Lemanea* Bory (1808) в *Sacheria* Sirodot (1872), и, следовательно, *Lemanea* в трактовке Sirodot (1872) должен цитироваться как *Lemanea* Sirodot non Bory, а не как *Lemanea* Bory emend. Sirodot».

Пример 2. «Название *Amorphophallus campanulatus*, обнародованное Decaisne, было, несомненно, основано на *Arum campanulatum* Roxb. Однако тип последнего был определенно исключен Decaisne, и поэтому название следует цитировать как *Amorphophallus campanulatus* Decne., а не *Amorphophallus campanulatus* (Roxb.) Decne.».

Примечание 1. «Ошибочное применение новой комбинации для другого таксона, но без определенного исключения типа базионима рассматривается в ст. 55.2 и 56.2».

Примечание 2. «Сохранение названия в таком значении, при котором исключается его тип, может быть осуществлено только путем консервации (см. ст. 14.8)».

Параграф 48.2 изъят из ст. 48; текст его включен в Примечание 2 к параграфу 48.1, а также в ст. 14.8.

Статья 49, касающаяся случаев изменения ранга таксонов и перенесения их в другие таксоны, дополнена рядом новых примеров, из которых наиболее важным является Пример 7: «*Salix* subsect. *Myrtilloides* C. Schneider (III. Handb. Laubholz. 1 : 63. 1904), первоначально отнесенная к *S. sect. Argenteae* Koch, сохраняет того же самого автора и при отнесении к *S. sect. Glaucæ* Pax, и не должна цитироваться как *S. subsect. Myrtilloides* (C. Schneider) Dorn (Canad. J. Bot. 54 : 2777. 1976)».

На этом примере показано, что при переносе подсекции из одной секции в другую комбинация не производится, так же как и при переносе раз-

новидности из одного подвида в другой (Пример 6 Берлинского кодекса, приведенный и в Ленинградском). Все сказанное, несомненно, справедливо и для других аналогичных случаев, т. е. при переносе ряда из одной подсекции (или секции) в другую, секции — из одного подрода в другой и т. п.

Статья 50. Изменен текст статьи, из которого исключено положение об изменении статуса какого-либо внутривидового таксона на статус нотоморфы или наоборот. Статья приобрела такую редакцию: «Если таксон в ранге вида или в более низком ранге переносится из негибридной („non-hybrid“) категории в гибридную категорию того же самого ранга (ст. Н.10.2) или наоборот, то при таксоне следует процитировать фамилию первоначального автора, а в круглых скобках указать первоначальную категорию таксона».

В **Совет 50E** (советы, обозначенные номером 50, относятся к разделу 4 «Общие советы по цитированию») добавлен параграф **50E.2**: «Если желательно указать санкционированный статус названий таксонов грибов, принятых Persoon или Fries (см. ст. 13.1 (d)), то после фамилии автора таксона следует добавить „: Pers.“ или „: Fr.“. Пример. „*Boletus piperatus* Bull.: Fr.“».

Изменен текст **Совета 50F**, из которого исключено положение о том, что название, цитируемое в синонимике, следует приводить точно в таком же написании, какое было дано его автором при обнародовании. Новый вариант Совета имеет следующее содержание: «Если название таксона цитируется с изменением первоначально обнародованного написания, то желательно, чтобы в полных цитатах было добавлено, предпочтительно в кавычках, точное первоначальное написание».

Пример 1. «*Pyrus calleryana* Decne. (*Pyrus mairei* H. Léveillé, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 12 : 189. 1913, „*Pirus*“)».

Пример 2. «*Zanthoxylum cribrorum* Sprengel, Syst. Veg. 1 : 946 (1825), „*Xanthoxylon*“. (*Zanthoxylum caribaeum* var. *floridanum* (Nutt.) A. Gray, Proc. Amer. Acad. Arts 23 : 225. 1888, „*Xanthoxylum*“)».

Пример 3. «*Spathiphyllum solomonense* Nicolson, Amer. J. Bot. 54 : 496 (1967), „*solomonensis*“».

Статья 54. Существенно изменился текст Примера 2, в связи с тем что, согласно ст. 21.3, эпитеты внутривидовых подразделений, имеющие окончания *-oides* или *-opsis*, стали законными: «*Primula* sect. *Dionysiopsis* Pax (1909) при перенесении в род *Dionysia* становится *Dionysia* sect. *Dionysiopsis* (Pax) Melchior (1943); название *Dionysia* sect. *Ariadne* Wendelbo (1959), основанное на том же самом типе, не должно использоваться».

Статья 55. Изменена редакция параграфа **55.2**: «При перенесении видового эпитета в другой род образующаяся комбинация должна быть сохранена за видом, к которому принадлежит тип базинима, и она должна быть приписана автору, который первым ее обнародовал, даже если она могла быть ошибочно применена к другому виду (ст. 7.12, но см. ст. 48.1 и 59.6)».

Довольно трудный для понимания текст этого параграфа становится яснее благодаря приведенному примеру, тому же самому, что и в Ленинградском кодексе.

Статья 56. Изменен текст параграфа **56.2**, в результате чего он стал аналогичен тексту ст. 55.2: «При перенесении внутривидового эпитета в другой вид образующаяся комбинация должна быть сохранена за таксоном, к которому принадлежит тип базинима, и она должна быть приписана автору, который

первым ее обнародовал, даже если она могла быть ошибочно применена к другому таксону (ст. 7.12, но см. ст. 48.1 и 59.6)».

Статья 57. Последний параграф этой статьи (57.3), касающийся приоритета автонимов, впервые появился в Сиднейском кодексе, о чем проинформировал Линчевский (1982 : 1559). Текст этого параграфа следующий: «Автоним считается имеющим приоритет над названием или названиями с той же самой датой действительного обнародования и в том же самом ранге, которыми установлен данный автоним».

В приведенных далее примерах показано, как реализуется на практике это относительно новое правило о приоритете автонима над названием (или названиями), дата действительного обнародования которого является и датой установления данного автонима (см. также ст. 19.4, 22.2 и 32.6).

Примечание 1. «Если конечный эпитет автонима используется в новой комбинации согласно требованиям ст. 57.3, то базинимом этой комбинации является название, от которого произошел автоним».

Пример 7. «*Heracleum sibiricum* L. (1753) включает *H. sibiricum* subsp. *lecokii* (Godron et Gren.) Nyman (1879) и *H. sibiricum* subsp. *sibiricum* (1879), автоматически установленный в то же самое время. Если *H. sibiricum* включается в *H. sphondylium* L. (1753) в качестве подвида, то правильным названием для таксона является *H. sphondylium* subsp. *sibiricum* (L.) Simonkai (1887), а не subsp. *lecokii*, независимо от того, рассматривается или нет subsp. *lecokii* в качестве самостоятельного подвида».

Пример 8. «Обнародование *Salix tristis* var. *microphylla* Andersson (Salices Bor.-Amer. 21. 1858) создало автоним *S. tristis* Aiton (1789) var. *tristis*. Если *S. tristis*, включающая var. *microphylla*, рассматривается в качестве разновидности *S. humilis* Marshall (1785), правильным названием является *S. humilis* var. *tristis* (Aiton) Griggs (Proc. Ohio Acad. Sci. 4 : 301.1905). Однако если обе разновидности *S. tristis* рассматриваются как разновидности *S. humilis*, то тогда используются оба названия — *S. humilis* var. *tristis* и *S. humilis* var. *microphylla* (Andersson) Fernald (Rhodora 48 : 46. 1946)».

Статья 59. Текст этой статьи, посвященной названиям грибов с плеоморфным жизненным циклом, очень сильно отличается от такового в Ленинградском кодексе, но идентичен тексту в Сиднейском кодексе. Недостаток места не дает возможности привести перевод этой большой по объему статьи, состоящей из шести параграфов.

Статья 61. Эта статья, состоящая теперь из одного параграфа — 61.1, содержит новый текст: «Если изменяется ранг семейства или таксона более низкого ранга, то правильным названием является наиболее раннее законное название, пригодное в этом ранге». Прежний текст статьи помещен в Совет 61A.1; в число советов вошли также все советы из ст. 60.

Статья 62. Параграф 62.2 перенесен в ст. 68 и обозначен номером 68.3.

Статья 63. Внесены дополнения в параграф 63.1, из которых наиболее существенными являются ссылки на синтипы и установленный ранее лектотип. Полный текст этого параграфа следующий: «Название, если оно не законсервировано (ст. 14) или не санкционировано согласно ст. 13.1 (d), является незаконным и должно быть отвергнуто, если при обнародовании оно было в номенклатурном отношении излишним, т. е. если таксон в своем первоначальном объеме определенно включал голотип или все синтипы, или ранее указанный лектотип того названия, которое должно быть принято, или чей эпитет должен быть принят согласно настоящим правилам».

Положение этого параграфа, касающееся лектотипа, поясняется в Примечании 2: «Включение в новый таксон элемента, который впоследствии был указан в качестве лектотипа названия, которое должно быть принято или чей эпитет должен быть принят, не делает этот новый таксон незаконным».

Новый таксон в данном контексте — это таксон, установленный позднее, чем таксон, лектотип которого был выбран уже после того, как был описан новый таксон. Но если бы соответствующий лектотип был выбран еще до описания нового таксона и если бы этот лектотип оказался включенным в новый таксон, то название последнего было бы незаконным.

Важное дополнение содержится в параграфе 63.3: в категорию названий, излишних в номенклатурном отношении, но не являющихся незаконными, включены названия, образованные от основы законного родового названия. Новый вариант параграфа такой: «Название, которое при обнародовании было излишним в номенклатурном отношении, не является незаконным, если законным считается базиним или если оно образовано от основы („on the stem“) законного родового названия. При обнародовании это название было неправильным, но может стать правильным позднее».

Приведем пример, в котором показано, как используется новое дополнение в таксономической практике. В 1989 г. Номенклатурным комитетом по семенным растениям (Nomenclature committee for Spermatophyta) рассматривалось предложение A. Scott (Taxon 26: 246. 1977) о консервации названия сем. *Salsolaceae* Moquin-Tandon (1849). Это предложение было внесено Scott в связи с признанием им самостоятельности названного семейства, включаемого до этого в сем. *Chenopodiaceae* Vent. (1799).

Согласно Ленинградскому кодексу, название *Salsolaceae* является незаконным, так как при обнародовании оно включало в себя тип (*Chenopodium* L.) приоритетного сем. *Chenopodiaceae*. Но в соответствии с Берлинским кодексом (а также и Сиднейским) название *Salsolaceae* считается законным, так как оно образовано от основы законного названия *Salsola* L. Поэтому *Salsolaceae* не нуждается в консервации и может использоваться в узком смысле.

Статья 64. Включен новый параграф 64.2: «Санкционированное название считается незаконным, если оно является поздним омонимом другого санкционированного названия (см. также ст. 14, Примечание 2)».

В параграф 64.3 включен текст бывшего параграфа 64.2 и всей ст. 75 (вместе с примерами). Из текста исключено выражение «орфографические варианты». Данный параграф имеет теперь такую редакцию: «Если два или большее число родовых, видовых или внутривидовых названий, основанных на разных типах, настолько сходных, что является вероятным их смешение (из-за того что они применяются к родственным таксонам или по каким-либо другим причинам), они должны рассматриваться как омонимы». Приведено 7 примеров, некоторые из них новые.

Параграф 64.4 полностью соответствует прежнему параграфу 64.3. Последний параграф 64.5 представляет собой измененный вариант бывшего параграфа 64.4: «Если два или большее число омонимов имеют одинаковый приоритет, то приоритетным из них считается название, которое первым было принято в эффективно обнародованном тексте автором, одновременно отвергнувшим другое (другие) название. Подобным же образом, если автор в эффективно обнародованном тексте заменяет все названия из этих омонимов, кроме одного, омоним таксона, который не переименовывается, рассматривается как приоритетный». Примеры, сопровождающие этот параграф, те же, что в бывшем параграфе 64.4.

Статьи 66, 67, касающиеся незаконных названий подразделений родов, а также незаконных названий видовых и внутривидовых названий, были изъяты Берлинским конгрессом 1987 г.

Статья 68. Уточнен текст параграфа 68.2: «Внутривидовое название, за исключением автонимов (ст. 26.1), может быть законным, даже если его конечный эпитет первоначально был обнаругован под незаконным названием».

Статья дополнена параграфом 68.3, текст которого идентичен тексту бывшего параграфа 62.2.

Статья 69. Дополнен текст параграфа 69.1, который теперь имеет такую редакцию: «Название должно быть отвергнуто, если оно широко и постоянно использовалось для таксона, не включающего его типа. Название, отвергнутое по этой причине, или его базиним, если он имеется, помещается в список отвергаемых названий (Приложение IV). Наряду с перечисленными в списке названиями отвергаются все основанные на них комбинации, и ни одно из этих названий не должно использоваться».

Статья дополнена тремя параграфами.

69.2. Текст параграфа касается процедуры включения названий в список отвергаемых названий, который постоянно остается открытым для дополнений и изменений.

69.3. «Название рода или вида, которое широко и постоянно используется для таксона или таксонов, не включающих его типа, и которое могло быть согласно ст. 69.4 правильным названием для другого таксона, может быть законсервировано или отвергнуто согласно ст. 14».

Примечание. «Название, предложенное для консервации, может быть либо названием, которое неправильно применялось, либо поздним омонимом или синонимом, которые могут заменить неправильно используемое отвергаемое название».

Текст этого примечания следует понимать так: неправильно используемое название в одних случаях может быть законсервировано, в других — отвергнуто, и тогда вместо него будет использоваться законсервированный поздний омоним или синоним.

69.4. «Название, которое широко и постоянно использовалось для таксона или таксонов, не включающих его типа, не должно использоваться в таком значении, при котором оно вошло бы в противоречие с его обиходным использованием („current usage“), до тех пор, пока не будет рассмотрено предложение об его консервации или отвержении в соответствии со статьями 14.1 или 69.1».

Совет 73C. Действие параграфа 73C.1 (d), где рассмотрен способ образования эпитета в форме прилагательного от фамилий, оканчивающихся на согласную, распространяется теперь также и на фамилии, оканчивающиеся на *-er*, например *Verbena hessleriana* от Hessler, а не *hesslerana*, как было рекомендовано в Ленинградском кодексе.

Статья 74, касающаяся различных вариантов написания линнеевских родовых названий, изъята Сиднейским конгрессом, ее текст в измененном виде включен в ст. 13.4 (см. выше).

Статья 75. Прежний текст этой статьи вошел в измененном виде в ст. 64.3 (см. выше). В новую ст. 75 (она состоит из четырех параграфов) включены правила, касающиеся орфографических вариантов названий таксонов. Заметим, что орфографические варианты в том значении, в каком они рассматриваются в прежней ст. 75, теперь (ст. 64.3) считаются омонимами. Согласно новой ст. 75, орфографические варианты — это разные написания названия, основанные на одном и том же типе.

75.1. «Только один орфографический вариант любого одного названия считается действительно обнаругованным и в такой форме, какая дана при первоначальном обнаруговании, за исключением случаев, предусмотренных в ст. 73

(орфографические и типографские ошибки), 14.10 (консервация написаний) и 32.5 (неправильные латинские окончания)».

Примечание 1. «Орфографические варианты — это разные написания, а также сложные и падежные формы названия или эпитета (включая типографские ошибки), основанные только на одном типе».

75.2. «Если орфографические варианты названия имеются при первоначальном обнародовании, должен быть сохранен тот вариант, который удовлетворяет правилам и лучше соответствует советам ст. 73, или нужно следовать автору, который первым в эффективно обнародованном тексте (ст. 29—30) определенно принимает один из вариантов и отвергает другие».

75.3. «Орфографические варианты названия должны автоматически корректироваться по отношению к действительно обнародованной форме этого названия. Если такой вариант появляется в публикации, он должен рассматриваться, как если бы он был опубликован в правильной форме».

Примечание 2. «В полных цитатах желательно, чтобы была добавлена первоначальная форма автоматически исправленного орфографического варианта правильного названия (Совет 50F)».

75.4. «Смешиваемые сходные названия, основанные на одном и том же типе, считаются орфографическими вариантами (смешиваемые сходные названия, основанные на разных типах, рассматриваются в ст. 64.3)».

Пример. «*Geaster* Fr. (1829) и *Geastrum* Pers. (1794): Pers. (1801) являются сходными названиями, основанными на одном и том же типе (Тахон 33:498. 1984); они считаются орфографическими вариантами, несмотря на то что они образованы от двух разных существительных, *aster* (*asteris*) и *astrum* (*astri*)».

Статья 76. Появилась впервые вследствие перевода в категорию статьи Совета 75A, где рассмотрен грамматический род родовых названий. Параграфы статьи те же, что и у бывшего Совета 75A, текст некоторых из них подвергся редакционным изменениям. Совет 75B стал соответственно Советом 76A.

Как уже было отмечено выше, в Берлинском кодексе нет раздела «Руководство по определению типов»; параграфы его в более или менее переработанном варианте включены в ст. 7.

В Берлинском кодексе имеются изменения, касающиеся ряда «Приложений».

Приложение 1. «Названия гибридов». Текст его очень сильно изменен. В настоящей статье из-за ее ограниченного объема нет возможности процитировать все 12 статей Приложения, поэтому приведем только те параграфы этих статей, которые содержат наиболее существенные дополнения и изменения.

Статья Н. 1

Н.1.1. «Гибридность указывается посредством знака умножения или добавлением приставки ното- („notho“ — от греческого *nothos*, что означает гибрид) к термину, обозначающему ранг таксона».

Все гибридные таксоны называются нототаксонами (например, нотород, нотовид и нотоподвид — *nothogenus*, *nothospecies*, *nothosubspecies*).

Статья Н. 3

Н. 3. 4. «Применительно к омонимам и синонимам знак умножения или приставка „нот“ не принимаются во внимание». Пример. «*× Hordelymus* Bacht. et Darevskaja (1950) (= *Elymus* L. *× Hordeum* L.) является поздним омонимом по отношению к *Hordelymus* (Jessen) Jessen (1885)».

Статья Н. 5

Н. 5. 1. «Ранг нототаксона соответствует рангу предполагаемых (postulated) или известных родительских таксонов».

Н. 5. 2. «Если предполагаемые или известные родительские таксоны имеют неодинаковый ранг, то ранг нототаксона соответствует более низкому из этих рангов».

Примечание. «Если таксон обозначается названием, ранг которого не соответствует его гибридной формуле, то это название, будучи неправильным по отношению к гибридной формуле, тем не менее может быть правильным или может стать правильным позднее (см. также ст. 63, Примечание 3)».

Это примечание поясняется Примером 1: «Комбинация *Elymus* × *laxus* Melderis et D. McClintock, основанная на *Triticum laxum* Fries, была обнародована для гибридов с формулой *E. farctus* subsp. *boreoatlanticus* (Simonet et Guinochet) Melderis × *E. repens* (L.) Gould, и, следовательно, ее ранг не соответствует этой гибридной формуле. Однако название *Elymus* × *laxus* является правильным названием, применимым ко всем гибридам между *E. farctus* (Viv.) Melderis и *E. repens*».

Статья Н. 6. Включен значительно переработанный текст бывшей ст. Н.7, посвященной межродовым гибридам. Число параграфов сократилось до четырех; они дополнены новыми примерами. Принципиально новых положений данная статья не содержит.

Статья Н. 7

Н. 7. 1. «Название нототаксона — гибрида между подразделениями рода является сочетанием эпитета, который представляет собой сокращенную гибридную формулу, образованную тем же способом, как и название нототаксона в ранге рода (ст. Н.6.2), с названием рода».

В упомянутой ст. Н.6.2, которая более или менее соответствует ст. Н.7.3 Ленинградского кодекса, объясняется способ образования сокращенных (condensed) гибридных формул.

Пример. «*Ptilostemon* nothosect. *Platon* Greuter (Boissiera 22 : 159. 1973) включает гибриды между *Ptilostemon* sect. *Platyrrhaphium* Greuter и *P.* sect. *Ptilostemon*; *Ptilostemon* nothosect. *Plinia* Greuter (Boissiera 22 : 158. 1973) включает гибриды между *Ptilostemon* sect. *Platyrrhaphium* и *P.* sect. *Cassinia* Greuter».

Статья Н. 10. Текст прежней ст. Н.10, касающейся понятия «нотоморфа», полностью исключен. В новой ст. Н.10 рассмотрены другие вопросы.

Н. 10. 1. «Названия нототаксонов в ранге вида или в более низком ранге должны соответствовать положениям (а) основной части Кодекса применительно к таксонам тех же самых рангов и положениям (б) ст. Н.3. Нарушения ст. Н.3.1 рассматриваются как ошибки, которые должны быть исправлены».

Н. 10. 2. «Таксоны, обнародованные ранее как виды или как внутривидовые таксоны, и которые позднее стали считаться нототаксонами, могут рассматриваться как таковые без изменения ранга в соответствии со статьями 3 и 4 и с применением ст. 50 (которые также действуют и в обратном направлении)».

Н. 10. 3. «Гибридными формулами, а не настоящими эпитетами считаются следующие названия: обозначения, состоящие из соединенных дефисом эпитетов названий родителей в неизменной форме или с измененным окончанием одного из эпитетов, или обозначения, образованные сочетанием видового эпитета названия одного из родителей с родовым названием другого (с изменением или без изменения окончания)».

Пример 1. «Обозначение *Potentilla atrosanguinea-pedata*, опубликованное Maund (Bot. Gard. 5 : № 385, t. 97. 1833), рассматривается как формула *Potentilla atrosanguinea* Lodd. ex D. Don × *P. pedata* Nestler».

Пример 2. «*Verbascum nigro-lychnitis* Schiede (Pl. Hybr. 40. 1825) рассматривается как формула *Verbascum lychnitis* L. $\times$ *V. nigrum* L.; правильным бинарным названием для этого гибрида является *Verbascum* $\times$ *schiedeanum* Koch (1844)».

Пример 3. «Следующие названия включают настоящие эпитеты: *Acaena* $\times$ *anserovina* Orch. (1969) (от *anserinifolia* и *ovina*); *Micromeria* $\times$ *benthamineolens* Svent. (1969) (от *benthamii* и *pineolens*)».

Примечание 1. «Поскольку название нототаксона в ранге вида или в более низком ранге имеет тип, то данные о происхождении имеют второстепенное значение при решении вопроса о применении названия».

Пример 4. «*Quercus* $\times$ *deamii* Trel. был описан как *Q. alba* L. $\times$ *Q. muehlenbergii* Engelm. Однако наблюдение за потомством, выращенным из плодов от типового дерева, привело Barlett к заключению, что в действительности родителями были *Q. macrocarpa* Michx. и *Q. muehlenbergii*. Если принять это заключение, то название *Q.* $\times$ *deamii* должно применяться к *Q. macrocarpa* $\times$ *Q. muehlenbergii*, а не к *Q. alba* $\times$ *Q. muehlenbergii*».

Совет Н.10А.1. «При образовании эпитетов для нототаксонов в ранге вида или более низком ранге авторы должны избегать комбинирования частей эпитетов названий родителей».

Совет Н.10В.1. «Если авторы предполагают обнародовать новые названия для гибридов между имеющими названия внутривидовыми таксонами, они должны тщательно взвесить, есть ли в этом необходимость, принимая во внимание то обстоятельство, что формулы, хотя они более громоздки, чем названия, являются более информативными».

Следующие две статьи — Н.11 и Н.12 впервые появились в Сиднейском кодексе.

Статья Н.11

Н.11.1. «Название нотовида, предполагаемые или известные родительские виды которого принадлежат к разным родам, представляет собой комбинацию нотовидового (коллективного) эпитета с нотородовым названием».

Пример 1. « $\times$ *Heucherella tiarelloides* Wehrh. ex Stearn — название гибрида *Heuchera* $\times$ *brizoides* hort. $\times$ *Tiarella cordifolia* L., для которого название *Heuchera* $\times$ *tiarelloides* является неправильным».

Пример 2. «Когда *Orchis fuchsii* Druce была переименована в *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, то название $\times$ *Orchicoeloglossum mixtum* Asch. et Graebner (для ее гибрида с *Coeloglossum viride* (L.) Hartman) пришлось заменить новой комбинацией — $\times$ *Dactyloglossum mixtum* (Asch. et Graebn.) Rauschert (1969)».

Н.11.2. «Эпитет внутривидового нототаксона, предполагаемые или известные родительские таксоны которого принадлежат к разным таксонам более высокого ранга, может быть подчинен названию нототаксона этого более высокого ранга (см. ст. 24.1). Если этим нототаксоном более высокого ранга является нотовид, то название подчиненного нототаксона представляет собой комбинацию его эпитета с названием нотовида (но см. Совет Н.10В)».

Пример 3. «*Mentha* $\times$ *piperita* L. nothosubsp. *piperita* (= *M. aquatica* L. $\times$ *M. spicata* L. subsp. *spicata*); *Mentha* $\times$ *piperita* nothosubsp. *pyramidalis* (Ten) R. Harley (= *M. aquatica* L. $\times$ *M. spicata* subsp. *tomentosa* (Briq.) R. Harley)».

Статья Н.12

Н.12.1. «Подчиненные таксоны в пределах нототаксонов видового или внутривидового ранга могут быть признаны без обязательного указания

родительских таксонов подчиненного ранга. В этом случае используются негибридные внутривидовые категории соответствующего ранга».

Пример. «*Mentha* × *piperita* forma *hirsuta* Sole; *Populus* × *canadensis* var. *serotina* (Hartig) Rehder и *P.* × *canadensis* var. *marilandica* (Poirot) Rehder (см. также ст. Н.4, Примечание 1)».

Примечание 1. «Поскольку нет данных о родителях соответствующего ранга, нельзя определить и объем внутривидовых нототаксонов в этом ранге посредством родителей (ср. ст. Н.4)».

Примечание 2. «Подразделения нотовида одного и того же ранга нельзя рассматривать методами статей Н.10 и Н.12.1 одновременно».

Здесь говорится о том, что подразделения нотовида одного и того же ранга можно рассматривать только согласно требованиям какой-либо одной из названных статей.

Н. 1 2. 2. «Названия, обнародованные в ранге нотоморфы (nothomorph), рассматриваются, как если бы они были обнародованы как названия разновидностей (см. ст. 50)».

В новой редакции ст. 50 в отличие от ее прежнего варианта термин «нотоморфа» не упоминается. Ссылка на ст. 50, вероятно, сделана в связи с необходимостью указывать, согласно этой статье, первоначальный статус таксона. В данном случае следует в скобках указать (pro nothomorpha).

К параграфу Н.12.2 дана сноска, где указано, что и в предыдущих изданиях Кодекса категория, обозначаемая как нотоморфа, соответствовала только одному рангу — рангу разновидности.

Бывшее Приложение II разделено на Приложение IIA «Консервируемые и отвергаемые названия семейств водорослей, грибов и папоротникообразных» (Nomina familiarum algarum, fungorum et pteridophytorum conservanda et rejicienda) и Приложение IIB «Консервируемые названия семейств моховидных и семенных растений» (Nomina familiarum bryophytorum et spermatophytorum conservanda). Прежнее Приложение III стало Приложением IIIA «Консервируемые и отвергаемые родовые названия» (Nomina generica conservanda et rejicienda).

В приложении IIIA консервируемое более позднее написание родового названия (более поздний орфографический вариант) сопровождается указанием „orth. cons“. Полная цитация первоначального написания названия в правой колонке и предшествующая ей буква V, обозначающая „вариант“, изъяты.

Появились два новых приложения: Приложение IIIB «Консервируемые и отвергаемые видовые названия» (Nomina specifica conservanda et rejicienda) и Приложение IV «Безусловно отвергаемые названия» (Nomina utique rejicienda). В последнее приложение включены родовые и видовые названия, отвергаемые согласно ст. 69.1. Эти названия, а также все основанные на них комбинации не должны использоваться. Поздние омонимы отвергаемого названия и названия незаконные, вследствие того что они включают в себя тип отвергаемого названия, не могут быть законсервированы и также не должны использоваться.

Настоящая статья, а также статья Линчевского (1982) смогут в какой-то мере компенсировать отсутствие полного перевода Берлинского кодекса. Однако в дальнейшем с настоятельной необходимостью встанет вопрос о переводе будущего Токийского кодекса, который выйдет в свет после следующего XV Международного ботанического конгресса (Токио, 1993 г.).

Считаю своим приятным долгом выразить признательность профессору W. Greuter, секретарю Международной ассоциации по таксономии растений (International association for Plant Taxonomy), за разрешение опубликовать на русском языке текст подвергнувшихся изменениям статей Берлинского кодекса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Линчевский И. А. Решения Номенклатурной секции XIII Международного ботанического конгресса (Сидней, август 1981) (Краткая информация) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1557—1561. — *Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом, Ленинград, июль 1975 г. (пер. с англ. Линчевского И. А.)*. Л.: Наука, 1980. 283 с. — *International code of botanical nomenclature adopted by the Twelfth International botanical congress, Leningrad, July 1975 / Prepared and edited by F. A. Stafleu, Chairman, V. Demoulin, W. Greuter, P. Hiepko, I. A. Linczevski, R. McVaugh, R. D. Meikle, R. C. Rollins, R. Ross, J. M. Schopf, Members, E. G. Voss, Secretary of the Editorial Committee*. Utrecht: Bohn, Scheltema a. Holkema, 1978. 457 p. (Regn. Veg. Vol. 97). — *International code of botanical nomenclature adopted by the Thirteenth International botanical congress, Sydney, August 1981 / Prepared and edited by E. G. Voss, Chairman, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, P. Hiepko, J. McNeill, R. D. Meikle, D. H. Nicolson, R. C. Rollins, P. C. Silva, Members, W. Greuter, Secretary of the Editorial Committee*. Utrecht; Antwerpen: Bohn, Scheltema a. Holkema, 1983. 472 p. (Regn. Veg. Vol. 111). — *International code of botanical nomenclature adopted by the Fourteenth International botanical congress, Berlin, July—August 1987 / Prepared and edited by W. Greuter, Chairman, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, R. Grolle, D. L. Hawks-Worth, D. H. Nicolson, P. C. Silva, F. A. Stafleu, E. G. Voss, Members, J. McNeill, Secretary of the Editorial Committee*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1988. 328 p. (Regn. Veg. Vol. 118).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1992

SUMMARY

The changes and supplements to the principles of nomenclature made in the new «International code of botanical nomenclature» (Berlin, 1988) are reported. The translation of the new articles of the Code and those containing the most essential changes are presented. The necessary comments are also given.

Примечания редактора тома

К ст. 9.3. Дух и в значительной мере буква предыдущих кодексов предполагали возможность типификации названий видов по данным, имеющимся в протологе, ввиду чего типом могли быть (в порядке возрастания приоритета) диагноз, рисунок или гербарный образец. Составители этих кодексов, несомненно, рассматривали тип названия как элемент связи между названием и таксоном, который должен был прямо или косвенно устанавливаться на основании данных протолога, соответствуя авторскому представлению о таксоне.

Составители Берлинского кодекса очень существенно изменили принцип типификации большой группы ранее описанных видов, в протологе которых отсутствуют указания на гербарные образцы и рисунки (или ссылки на ранее опубликованные материалы), полагая, что в этом случае типификацию (неотипификацию) должны сделать самостоятельно современные авторы, руководствуясь единственным элементом связи названия с таксоном — авторским диагнозом. Таким образом, ими впервые легитимируется разделение ранее единого элемента связи названия с таксоном на «незаконный» оригинальный диагноз и «законный» неотип. В этой связи необходимо отметить следующие положения.

1. Рисунок протолога в качестве типа принципиально не отличается от авторского описания; он, так же как и последнее, не является «частью таксона» (определение типа

предшествующих кодексов), а лишь частью информационного множества протолога, равно как и диагноз.

2. Неотипификация вносит всегда элементы произвола, которые будут вызывать стремление ее пересмотра, и фактически отрывает (для пользователей) название от единственного в рассматриваемом случае данного автором вида элемента связи названия с таксоном (диагноза).

3. Если диагноз малоинформативен, но название однозначно и имеет широкое распространение, то в огромном большинстве случаев это свидетельствует о том, что такая неотипификация фактически проведена ближайшими (по времени к моменту публикации вида) исследователями, которые понимали замысел автора или были знакомы с оригинальным материалом. Часто исследователи принимают и не совсем понятное по диагнозу название вида в несколько видоизмененном понимании, но явно с включением типа, что отражается выражением «*emendavit*» (например, *Thymus serpyllum* L. *emend.* Mill.). Однако составители Берлинского кодекса исключают возможность использования неотипификации в неявном виде требованием обязательного использования слова «неотип», формально закрепляющего его статус. Для рассматриваемого случая нам представляется нецелесообразным отделение понятия элемента связи названия вида с таксоном, даваемого автором в качестве диагноза и понятия типа в форме вновь устанавливаемого неотипа в соответствии с правилами 1988 года. Нам кажется тогда более естественным считать неотипификаторов и авторами названий или названия с такими «дефектами» протолога рассматривать как «*nomina ambigua*».

К ст. 10.1. Непонятно, с чем связано имеющееся в Сиднейском и Берлинском кодексах изменение типификации родов. Ранее логично было принято типифицировать род — таксономическую абстракцию — его элементом — видом как таксоном, в этом смысле тоже абстрактным и идеальным понятием, и не спускаться на более низкий уровень иерархии, типифицируя название рода типом вида. Типификация вида гербарным образцом логически оправдана потому, что вид, являясь, с одной стороны, таксоном, одновременно является и биологическим образованием — совокупностью организмов или «системой популяций» таковых, ввиду чего его название может типифицироваться элементом своего множества.

Выражение ст. 10.1 «... название типового вида ... рассматривается как полный эквивалент его типа» столь же неправильно, как иногда делаемое смешение (часто почти идентичных) текстов *locus classicus* (территория) и этикетки типа (элемент таксона) в протологе. Название — это символ вида, а тип названия — элемент, устанавливающий определенность этого символа, т. е. его связь с обозначаемым им таксоном.

К ст. 10.2. К сожалению, составители Кодекса не пояснили, как следует выбирать тип названия рода, если автор не ссылается в протологе ни на один из входящих в этот род видов. Ранее существовала практика считать такие названия родов (например, некоторые роды Адансона) униномиальными и считать их недействительно обнародованными. Здесь, также и в ст. 9.3, проявляется тенденция отделить понятие элемента связи названия с таксоном (в качестве которого выступает здесь только диагноз) от его типа (неотипа).

Ю. Л. Меницкий

УДК 581.9 (571.66) : 58.006

© 1993

В. Б. Куваев

**ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРАХ
КРОНОЦКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)**W. B. KUVAJEV. THE ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN THE MOUNTAINS OF THE
KRONOTSKIY RESERVATION (THE EASTERN KAMCHATKA)

На горе Кроноцкой и в верхнем течении р. Богачевка установлено 10 высотно-ценотических групп (ВЦГ I—X) сосудистых растений. Показаны основные отличия от ВЦГ более западных гор Сибиртики.

Исследования высотного распределения видов стали неотъемлемой частью фитоохорологии. Они способствовали переходу от представлений об ареале вида как площади к представлению о нем как о трехмерном пространстве и становятся все более необходимыми в ресурсоведении, охране природы и пр. Однако данных о высотном распределении растений пока недостаточно. За рубежом эти исследования после работ С. Troll (1941, 1961) чаще носили эпизодический характер (Bader, 1960; Beals, 1964; Slavik, 1983; и др.); среди них выделяются исследования польских ботаников (Borysiak, 1984, 1987 (1989); Mirek, 1989; и др.). У нас эти работы велись несколько более планомерно, но преимущественно в северных и лишь частично в более южных горах (Серебряков, 1945; Серебряков, Куваев, 1951 (1952); Куваев, 1980а, б, 1982, 1983, 1986 и др.; Салмина, Минеева, 1986; и др.).

В июле—сентябре 1982 г. нами в ходе работ флористического отряда БПИ ДВНЦ АН СССР (начальник отряда В. В. Якубов) были проведены исследования высотного распределения растений в горах Кроноцкого заповедника.

Высотное распределение отдельных видов тесно связано с поясностью в данной горной системе. По К. В. Станюковичу (1960), для Камчатско-Курильского типа высокогорий характерны пояса: 1) кедровых стлаников и ольховников; 2) тундр и кустарничков с пятнами лугов; 3) фрагментарной растительности из трав, мхов и лишайников. В исследованном районе восточной Камчатки (54°40'—55°00' с. ш., 160°17'—161°00' в. д.) нами установлены следующие показатели поясности.

I — лесной пояс. В нем можно выделить следующие участки: Ia) на высотах от 100 до 375 м¹ — приречные обитания лесного пояса, исключительно разнообразные по набору сообществ (тополевики, чозенники, ольшаники из *Alnus hirsuta*, лиственничники из *Larix gmelinii* subsp. *cajanderi* (Mayr) Dyl.,² болота, долинные тундры и пр.); Ib) нижний подпояс, представленный преимущественно травяными березняками из *Betula platyphylla* var. *kamtschatica* (Regel) Нага обычно в сочетании с *B. ermanii*; занимает высоты от (100)285(375) до

¹ Высоты приведены в м над ур. м.

² Авторы таксонов приведены лишь в случаях несовпадения с принятыми в сводке С. К. Черепанова.

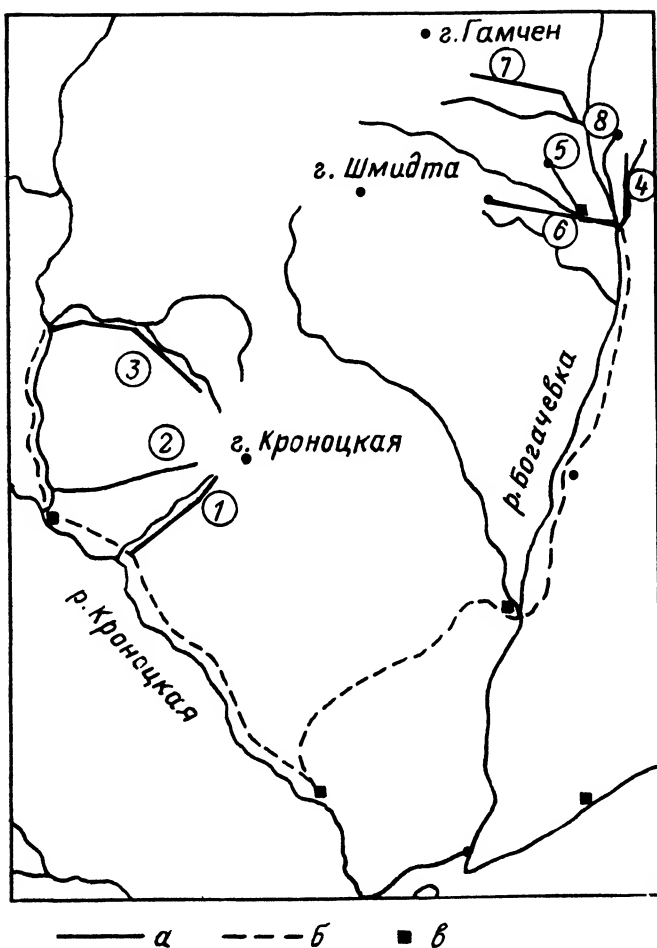


Рис. 1. Район работ и размещение высотных профилей.

а — линии профилей, б — линия маршрута, в — избы, поселки. В кружках — номера профилей (см. текст).

550 м; Iв) верхний подпояс, представленный крупностланиковыми березняками почти исключительно из *B. ermanii* с ольховником *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica* Kom. и кедровником *Pinus pumila*; занимает высоты от 550 до 620 м.

Средний уровень верхней границы древесной растительности — 590—620 м.

II — субальпийский пояс крупных стлаников (ольховники, кедровники): в верхней его части появляются крупнотравные луговины, постепенно сливающиеся в небольшие луга из субальпийского разнотравья, которое с возрастом высоты местности уменьшается в размерах. Соответствует подгольцовому поясу более северных гор. Высотные пределы — 590(620)—900 м.

III — пояс альпийско-тундровой растительности, переходной между альпийскими коврами и горными тундрами (луготундры), подчас приближающейся к пустошам; 890(900)—1300(1600) м (нами прослежен на высоте до 1005—1100 м).

IV — пояс щебнистых и каменистых вулканогенных пустынь и вкрапленных в них высокогорных тундр; развит на высоте от 1300—1600 м до нивального пояса.

ТАБЛИЦА 1

I ВЦГ — растения приречных обитаний лесного пояса*

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность				
			нижняя граница		максимум		верхняя граница
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м. %
<i>Equisetum fluviatile</i>	ГБ	II					260 +
<i>E. palustre</i>	ГБ	II					385 +
<i>E. variegatum</i>	АМ	II					385 +
<i>Larix gmelinii</i> subsp. <i>cajanderi</i>	Б	ДВ					375 +
<i>Phalaroides arundinacea</i>	Пз	II			255	+	285 +
<i>Phleum pratense</i>	Б	CE					285 +
<i>Alopecurus aequalis</i>	Б	II					100 +
<i>Agrostis clavata</i>	Б	УАз					300 12.5
<i>A. clavata</i> subsp. <i>matsumurae</i>	Б	ДВ					100 +
<i>Calamagrostis angustifolia</i> subsp. <i>tenuis</i>	Г	ДВ					100 +
<i>C. neglecta</i>	ГБ	II			100	+	375 +
<i>Deschampsia cespitosa</i> , A?	Б	EC					285 +
<i>D. sukatschewii</i>	Г	BAз	300—500	+	1000	12.5	1100 [50**]
<i>Poa sergiewskiae</i>	Б	BAз					300 25
<i>Glyceria lithuanica</i>	Б	EAз					250—285 +
<i>G. x orientalis</i>	Б	ДВ					285 +
<i>Agropyron novae-angliae</i>	Б	EAз					100 +
<i>A. repens</i>	ГБ	ГА					285 +
<i>Elymus ajanensis</i>	АГ	СВАз					275 +
<i>Eriophorum medium</i>	Г	II			250	+	285 +
<i>Carex augustiniowiczii</i>	МБ	ДВ					450 +
<i>C. concolor</i> s. l. (<i>C. uzoni</i>)	АлА	II					375 +
<i>C. cinerea</i>	Б	BAз					285 +
<i>C. gmelinii</i> , An	ГБ	АПц					380 +
<i>C. middendorffii</i>	Б	ДВ					375 +
<i>C. rariflora</i>	ААл	II					375 +
<i>C. rhynchophyssa</i>	Б	АлЕАз					400 12.5
<i>C. sordida</i>	Б	BAз					280—300 25
<i>Juncus bufonius</i>	ГБ	ГА					< 200 +
<i>J. huenkei</i>	ГБ	АПц					300 +
<i>Luzula parviflora</i> subsp. <i>melanocarpa</i>	ГБ	ДВАМ			285	+	680 +
<i>Platanthera tipuloides</i>	Б	ДВ					375 12.5
<i>Populus suaveolens</i> subsp. <i>maximowiczii</i>	Б	ДВ	< 300	25	300	25	500 12.5

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Chosenia arbutifolia</i>	МГ	ВАЗ					300	25
<i>Salix fuscescens</i>	ААл	АмВАЗ					375	+
<i>S. glauca</i>	МГ	Ц				+	300	+
<i>S. hastata</i>	МГ	АлЕАЗ				25	300	12.5
<i>S. udensis</i> s. l.	ГБ	ВАЗ				50	300	25
<i>Urtica platyphylla</i>	Б	ДВ				50	300	12.5
<i>Stellaria radialis</i>	ГБ	ВАЗ					100	+
<i>Caltha palustris</i>	ГБ	Ц					370	+
<i>Ranunculus gmelinii</i>	АБ	Ц					370	+
<i>R. hyperboreus</i>	А	Ц					100	+
<i>R. monophyllus</i>	АБ	СЕ				+	400	+
<i>R. propinquus</i>	Б	ЮС			30		30	+
<i>R. repens</i> var. <i>tenuis</i>	Б	ЕАЗ				+	375	+
<i>R. reptans</i>	АБ	Ц			30		375	+
<i>Barbarea orthoceras</i>	ГБ	АмВАЗ					370	12.5
<i>Rorippa palustris</i>	К	Ц					370	+
<i>Cardamine pratensis</i>	Б	Ц					370	+
<i>C. regeliana</i>	Б	ДВ				+	285	+
<i>C. umbellata</i>	Б	АПц			255		370	+
<i>Sedum purpureum</i>	Б	ПА					370	+
<i>Spiraea salicifolia</i>	Б	ВАЗ					375	+
<i>Rubus chamaemorus</i>	Г	Ц					375	+
<i>Comarum palustre</i>	ГБ	Ц					375	+
<i>Potentilla norvegica</i> , A	Б	ЕАЗ					370	+
<i>Filipendula palmata</i>	Б	ВАЗ					130	+
<i>Epilobium glandulosum</i>	Б	АПц			100	+	300	+
<i>E. palustre</i>	ГБ	Ц					100	+

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м	%	м над ур. м	%
<i>Hippuris × lanceolata</i>	Г	Ц					285	+
<i>Ledum palustre</i>	ГБ	Ц					375	+
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	Г	ПА					375	+
<i>O. palustre</i>	ГБ	Ц			375	+	400	+
<i>Polemonium campylocladum</i>	ГБ	ЕАз					285	+
<i>Myosotis suaveolens</i> s. l.	С	ЕАз					275	+
<i>Veronica beccabunga</i> var. <i>americana</i>	Б	ДВАм					100	+
<i>Galium triflorum</i>	мБ	Ц					100	+
<i>Aster sibiricus</i>	Б	Аз					375	12.5
<i>A. sibiricus</i> subsp. <i>subintegerrimus</i>	Г	Ал:Аз					265	+
<i>Gnaphalium uliginosum</i> s. l.	Б	ПА					170	+
<i>Senecio congestus</i>	Ал;	Ц	100	+	300	12.5	275	+
<i>Picris kamschatica</i>	Б	Камч			300	50	400	+
<i>Lactuca sibirica</i>	Б	ПА					400	+

Примечание. В табл. 1—10 приняты следующие обозначения. Геоэлементы: А — арктический; ААл — арктоальпийский; АМ — аркто-монтанный; Ал — альпийский; АБ — арктобореальный; Б — бореальный; Г — гипоарктический; ГАл — гипоарктоальпийский; ГБ — гипоаркто-бореальный; ГМ — гипоарктомонтанный; К — космополитный; М — монтанный; МетаА — метаарктический; Н — неморальный; НБ — неморально-бореальный; НС — неморально-степной; Пз — плуризональный; С — (дуго)степной, криофильностепной; САл — субальпийский. Типы ареалов: Аз — азиатский (Сибирь + Дальний Восток); Ал — аляскинский; Ам — американский; Аок — амфиокееантический; АПл — амфиазиатский; Ат — атлантический; БП — бореально-типоарктический; Бер — берингийский (амфиберингийский); ВАз — восточно-азиатский; ВЕАз — восточно-европейско-азиатский; ГА — голарктический; ДВ — дальневосточный; Е — европейский; ЕАз — евроазиатский; ЕАзАм — евроазиатско-американский; Камч — камчатский; КурКам — курило-камчатский; ОхКам — охотско-камчатский; СахКам — сахалино-камчатский; ПА — палеарктический; Пц — палеоазиатский; С — сибирский; СЕ — сибирско-европейский; СВАЗ — северовосточно-азиатский; Ц — циркумполярный. * Для видов, отмеченных на данной высоте вне профилей, их приуроченность обозначена «+». ** На ступени 1100 м — 2 описания, нахождение вида в одном из них — 50%; этот условный показатель заключается в квадратные скобки.

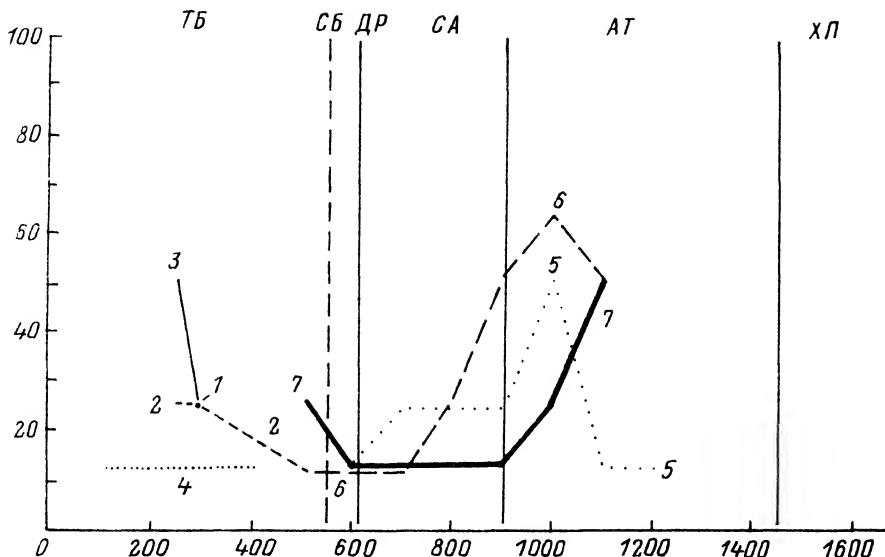


Рис. 2. Высотное распределение видов I и VIII ВЦГ.

1 — растения приречных обитаний лесного пояса: 1 — *Carex sordida*; 2 — *Populus suaveolens* subsp. *maximowiczii*; 3 — *Salix udensis*; 4 — *Picris kamtschatica*; VIII — растения голцов, заходящие в леса: 5 — *Salix chamissonis*; 6 — *Polygonum tripterocarpum*; 7 — *Veronica grandiflora*. На этом и последующих рисунках по оси абсцисс отложены высоты, м над ур. м., по оси ординат — показатели высотной приуроченности, %. ТБ — подпояс травяных березняков; СБ — подпояс стланиковых березняков; ДР — верхняя граница древесной растительности; СА — субальпийский (стланиковый) пояс; АТ — пояс альпийско-тундровой растительности; ХП — пояс холодных вулканогенных пустынь.

Таким образом, специфичными для гор восточной Камчатки являются господство березняков в лесном поясе, сближающее их с горами Кольского п-ова (Серебряков, Куваев, 1951 (1952)); сильное развитие крупных стлаников и субальпийского разнотравья выше лесного пояса; переходный характер растительности высокогорного пояса между собственно альпийской и горно-тундровой; наличие пояса вулканогенных пустынь, представленных также в северо-западных районах Евразии (Серебрянный, 1969; Löve, Löve, 1979).

Всего в исследованных горах было проложено 8 профилей в интервале высот 245—1110 м (рис. 1), из них 1—3 — на склонах горы Кроноцкой (база — пос. Исток на оз. Кроноцком), остальные — в верхнем течении р. Богачевка: 4 — на высоте 1003 м на левобережье Богачевки, 5 — на высоте 1016 м на левобережье р. Трухинки, 6 — на высоте 1146 м на восточных отрогах горы Шмидта, 7 — на горе Гамчен по левому берегу ручья Роторный, 8 — на горе Стол по левому берегу р. Богачевки (база — бывший пос. Богачевка). Через каждые 100 м проводилось геоботаническое описание; всего сделано 70 описаний. На основном протяжении профилей (300—1000 м) одно описание соответствует высотной приуроченности 12.5%. Этого явно недостаточно: такое количество профилей и описаний затрудняет проведение статистической обработки и сильно обесценивает ее результаты, но обстоятельства не позволили нам собрать более подробные материалы. Мы решаемся опубликовать полученные результаты только из-за полного отсутствия специальных данных о высотном распределении растений на Камчатке.

Всего отмечено 342 вида и подвида сосудистых растений, гербарий которых (720 листов) передан в основном в Московский университет (MW); 110 листов помещено в Гербарий Всероссийского института лекарственных растений (MOSM), некоторые сборы — в БИН РАН (LE). Разумеется, полученный список растений не претендует на полноту: это документ к профилям. В обработке коллекции

ТАБЛИЦА 2

II ВГЦ — растения лесного пояса

Таксоны	Геологический элемент	Тип ареала	Высотная приуроченность				
			нижняя граница		максимум		верхняя граница
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	
<i>Cystopteris fragilis</i>	~К	II					450
<i>Athyrium filix-femina</i>	Б	II	300	12.5	400	25	700
<i>Pteridium aquilinum</i>	К	II	400	12.5			600
<i>Equisetum hiemale</i> s. l. (<i>E. komarovii</i> Iljin)	МБ	АПц			300	50	500
<i>Huperzia selago</i>	Б	II			500	25	1100
<i>Lycopodium clavatum</i> subsp. <i>monostachyon</i>	Г	II			500	12.5	
<i>L. complanatum</i>	Б	ЕАзАм			500	12.5	
<i>L. complanatum</i> subsp. <i>chamaecyparissus</i>	ГМ	ЕАзАм			590	12.5	
<i>Isoetes asiaticus</i>	Б	ДВ			750	12.5	
<i>Hierochloë glabra</i> subsp. <i>sibirica</i>	НБ	Аз					< 200
<i>Milium effusum</i>	Б	II			200	+	300
<i>Calamagrostis sachalinensis</i>	Б	ДВ	400	12.5			500
<i>Agrostis scabra</i>	ГБ	ДВАм			200	20	
<i>Deschampsia borealis</i>	А	~Ц			275	12.5	
<i>Trisetum sibiricum</i>	НБ	АлБАз			300	75	
<i>T. spicatum</i> subsp. <i>alascanum</i>	ГБ	АПц			40	20	500
<i>Danthonia intermedia</i> subsp. <i>riabuschinskii</i>	Б	АПц			300	12.5	400
<i>Melica nutans</i>	Б	АзЕ			300	25	
<i>Poa angustifolia</i> , А	НС	АлБАз			300	25	400
<i>P. lanata</i>	Г	Бер			300	25	400
<i>P. macrocalyx</i>	Б	АПц			400	12.5	
<i>P. nemoralis</i>	Н	II			300	37.5	500
<i>P. palustris</i>	Б	II			300	12.5	400
<i>Bromus canadensis</i>	Б	АПц	< 300	+	< 200	20	300
<i>B. ornans</i>	ГБ	ДВ					300
<i>Agropyron mutabile</i>	Б	ЕАз					300
<i>Carex longirostrata</i>	Б	ДВ	300	37.5	400	50	300
<i>C. rotundata</i>	ААл	II	< 200	+	< 300	+	500
<i>C. vesicata</i>	ГБ	Ам? ВАз			375	+	300
<i>Juncus turczaninowii</i>	НБ	ДВ			< 200	20	< 200
<i>Luzula campestris</i> var. <i>capitata</i>	Б	ДВ					300

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>L. pallascens</i>	Б	ВЕАз					300	12.5
<i>L. plumosa</i>	Б	ДВ			400	+	300	12.5
<i>Maianthemum bifolium</i>	Б	ЕАз			130	+	600	12.5
<i>Allium schoenoprasum</i>	МГБ	~Ц						
<i>A. victorialis</i> subsp. <i>latissimum</i>	БМ	ДВ	300	25	300—400	37.5	< 200	+
<i>Lilium debile</i>	Б	ДВ			400	12.5	800	20
<i>Streptopus amplexifolius</i>	Б	АмДВ					< 300	25
<i>Cyrtopodium yatabeanum</i>	Б	ДВ			400	37.5		
<i>Salix caprea</i> subsp. <i>hultenii</i>	Б	ВАЗ			375—400	+		
<i>S. xerophila</i>	Б	ЕАз			500	12.5		
<i>Betula divaricata</i>	САЛБ	СВАз			300—400	62.5		
<i>B. platyphylla</i> var. <i>kamtschatica</i>	Б	Камч	< 300	50			600	12.5
<i>Alnus hirsuta</i>	Б	ВАЗ	< 300	50			300	50
<i>Saxifraga aestivalis</i>	ААл	Ц			370	25		
<i>Spiraea media</i>	Б	ЕАз			< 300	25		
<i>Sorbus sibirica</i>	ГБ	СВАз			200	20		
<i>Geum aleppicum</i> , A	НБ	ГА						
<i>G. fauriei</i>	Б	ДВ					300	25
<i>Rosa amblyotis</i>	Б	ДВ					200	+
<i>Oxytropis strobilacea</i> s. l.	Алл'	Аок						
<i>Lathyrus japonicus</i> s. l., Ап	Г	Ц			< 300	75	300	37.5
<i>L. palustris</i> var. <i>pilosus</i>	ГБ	ЕАзАм			< 300	25	800	12.5
<i>Impatiens noli-tangere</i>	НБ	ЕАз			< 200	20	200	+
<i>Anthriscus sylvestris</i> var. <i>nemorosa</i>	Б	АПц			< 300	25	300	12.5
<i>Ligusticum scoticum</i> subsp. <i>hultenii</i> , Ап	Б							
<i>Angelica gmelinii</i>	ГБ	Аок						
<i>Chamaepericlinenum suecicum</i>	Г	Аок			< 300	25	400	12.5
<i>Orthilia secunda</i>	Б	Ц			300	12.5	400	12.5
<i>Halenia corniculata</i>	НБ	Аз					~300	25
<i>Euphrasia maximowiczii</i> , A	Н	ДВ			100	+	< 300	+
<i>E. mollis</i> , Ап	Г	АПц	200	20	100	+	< 300	12.5
<i>E. sp.</i> , A	Н	?					< 300	12.5
<i>Utricularia intermedia</i>	Б	Ц					< 300	+
<i>Plantago cornuti</i> , Ап	НБ	ЕАз					400	
<i>Galium trifidum</i>	ГБ	Ц						

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м. над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Lonicera caerulea</i> subsp. <i>kamtschatica</i>	ГБ	ДВ	< 300	25	300	100	700	12.5
<i>L. chaimissoi</i>	МБ	ДВ			450	12.5		
<i>Erigeron politis</i>	Г	Пз			300	12.5	500	12.5
<i>Anaphalis margaritacea</i>	НБ	АмДВ			400	12.5		
<i>Pteridica kamtschatica</i> , Ап	Б	ДВ	< 100	12.5	300	37.5	400	25
<i>Cacalia hastata</i>	Г	(Б)Аз			300	50	500	12.5
<i>Crepis tectorum</i> , А	НС	ЕАз			300		300	12.5
<i>Hieracium umbellatum</i>	Г	Б					< 300	12.5

оказали содействие А. К. Скворцов, В. Н. Во-рошилов, С. Ю. Липшиц, А. П. Хохряков, и особенно В. В. Якубов — фактический соавтор работы; приношу им, а также спутникам в маршрутах — студентам Томского университета И. Седых, М. Белоусову, Ю. Пермякову и помогавшей оформить статью М. Л. Шелгуновой глубокую благодарность.

По высотному распределению сосудистые растения делятся на 10 высотно-ценотических групп (ВЦГ).³ Эти группы охарактеризованы далее в табличном виде в порядке восхождения по профилю. При этом использованы публикации В. В. Якубова (1984, 1987) и его личные сообщения о высотной приуроченности видов. Роды расположены по системе А. Энглера, виды — по алфавиту. Индексом А отмечены адвентивные виды, Ап — апофиты.

I ВЦГ (табл. 1) — одна из 2 крупнейших групп, включающая в себя 75 видов и подвидов (в дальнейшем — «таксоны»). Для нее характерны прежде всего исключительная пестрота в наборе геоэлементов, и особенно типов ареалов: они представлены почти во всей полноте, присущей умеренному и холодному поясам на данной долготе. Это связано с разнообразием и благоприятным характером приречных обитаний. Но определенные закономерности очерчены четко. В наборе геоэлементов явно господствует бореальный (32 вида, ~ 43%); на втором месте находится гипоарктобореальный (15 видов, 20%), тогда как в собственно гипоарктическом насчитывается всего 6 видов (~ 8%). Специфично участие лугостепного элемента (*Myosotis suaveolens* s. l.), отсутствующего в других ВЦГ, кроме II. Среди типов ареалов выделяется наиболее широкий — циркумполярный: в нем с почти космополитной *Rorippa palustris* 26 видов (~ 35%). Но богато представлен и дальневосточный тип — 10 видов, среди которых есть камчатские эндемики и субэндемики, видимо, находящие в сниженных частях долин наиболее благоприятные условия обитания (*Calamagrostis angustifolia* subsp. *tenuis*, *Picris kamtschatica* и др.). Видов преимущественно азиатских (Сибирь + Дальний Восток) 11 (рис. 2).

II ВЦГ (табл. 2) столь же обширная, как и I: включает в себя 75 таксонов; большинство их связано преимущественно с горными (склоновыми) березняками (до 550 м), но многие виды отмечались в равнинных березняках, вкрапленных

³ В тезисах В. Б. Куваева (1983) выделено 11 ВЦГ, но разделение принятых там II и III ВЦГ оказалось нецелесообразным.

в них болотах и т. п.; имеются также растения склоновых березняков с подлеском из ольховника и кедровника. Однако для сравнения мы принимаем эту ВЦГ как целостную группу, соответствующую группе растений лесного пояса в других изученных нами горных системах.

По сравнению с I (приречной) ВЦГ во II на облесенных склонах при сохранении пестроты географо-генетического и ареа-типологического состава несколько повышается роль бореального элемента — в нем 35 видов (~ 46%). Возрастает и роль гипоарктических и бореально-гипоарктических видов — их 14 (~ 18 против ~ 8%). Существен монтанный элемент. Представителей степного элемента здесь нет, но имеется 3 неморально-степных вида (*Poa angustifolia*, *Plantago cornuti*, *Crepis tectorum*). Но едва ли не самой яркой особенностью группы можно считать повышенную роль неморальных и неморально-бореальных видов — их 10 (*Poa nemoralis* и т. п.). По соотношению типов ареалов II ВЦГ близка к I, но циркумполярный тип чуть уступает (преимущественно) азиатскому (15 видов (20%) против 16 (21%)). На первое место выходит дальневосточный тип — 18 видов, в том числе некоторые (суб)эндемики Камчатки (рис. 3).

34 таксона III группы (табл. 3) обладают достаточно широкой высотной амплитудой, занимая лесной и субальпийский пояса (рис. 4). На первый взгляд, кажется несколько парадоксальным то, что в III ВЦГ больше бореальных видов, чем в I и II: собственно бореальных 18 (~ 53%), а с аркто- и гипоарктобореальными — 26 (76.5%). Однако явление перемещения более требовательных бореальных видов (особенно многолетних трав) к верхней черте распространения древесной растительности уже отмечалось для Приполярного Урала (Куваев, 1980б) и других субарктических гор; характерно участие особо требовательного бореально-неморального *Phegopteris connectilis*. По типам ареалов и здесь преобладают циркумполярные (12) и дальневосточные виды (8).

18 таксонов IV ВЦГ по широте распространения на профиле приближаются к высотным убиквистам, но обычно их верхний предел — ступень 1000 м, в верхних частях профиля их высотная приуроченность резко падает (табл. 4;

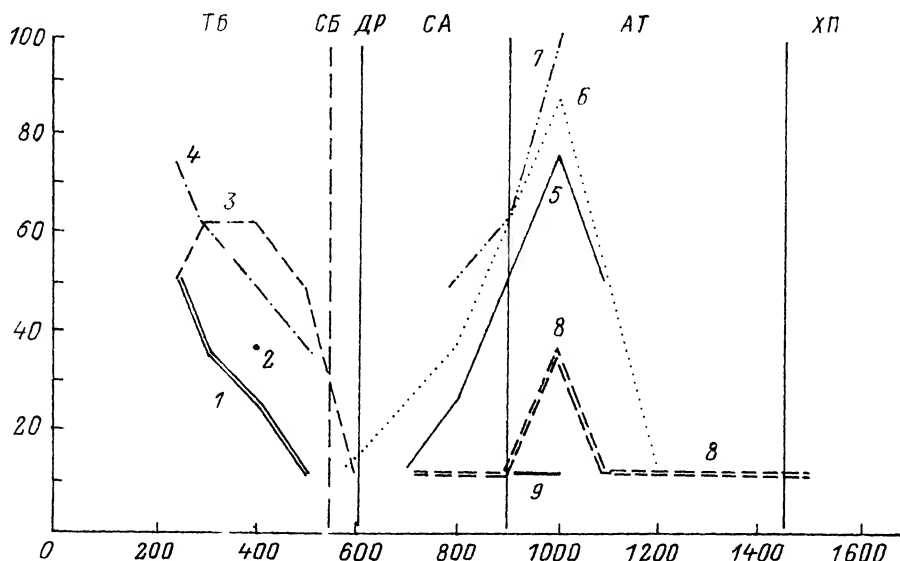


Рис. 3. Высотное распределение видов II и IX ВЦГ.

II — растения лесного пояса: 1 — *Equisetum hiemale* s. l. (*E. komarovii*); 2 — *Salix caprea* subsp. *hultenii*; 3 — *Betula platyphylla* subsp. *kamtschatica*; 4 — *Rosa amblyotis*; IX — растения альпийско-тундрового пояса: 5 — *Calamagrostis sesquiflora*; 6 — *Salix arctica* subsp. *crassijulis*; 7 — *Anemone sibirica*; 8 — *Cassiope lycopodioides*; 9 — *Pedicularis amoena* s. l. (*P. eriophora*).

ТАБЛИЦА 3

III ВЦГ — растения лесного и стланникового поясов

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность				
			нижняя граница		максимум	верхняя граница	
			м над ур. м	%		м над ур. м.	%
<i>Phegopteris connectilis</i>	БН	~Ц	300	25	500—600	800	12.5
<i>Dryopteris expansa</i>	Б	АмАз	400	62.5	500	800	25
<i>D. linneana</i>	Б	Ц	< 300	25	300	800	12.5
<i>Equisetum pratense</i>	Б	Ц	400	12.5	500	800	12.5
<i>E. sylvaticum</i>	Б	Ц	300	12.5	600	800	12.5
<i>Lycopodium annotinum</i>	Б	Ц	350	25	600	900	25
<i>Juniperus sibirica</i>	ГМ	СВАз	< 300	50	300	900	25
<i>Deschampsia flexuosa</i>	ГБ	Аок	< 300	25	500	900	25
<i>Poa platyantha</i>	ГБ	АлДВ	350	+	400	700—900	+
<i>P. sublanata</i>	А	С	400—500	12.5	700	600	12.5
<i>Carex falcata</i>	Б	ВАз	100	+	300	600	12.5
<i>C. pallida</i>	ГБ	ВАз	< 100	+	375	700	+
<i>Juncus filiformis</i>	Б	Ц	300	50	400—600	900	25
<i>Maianthemum dilatatum</i>	БМ	АмДВ	300	50	400—500	900	12.5
<i>Betula ermanii</i>	АБ	Ц	300	25	300—400	600	12.5
<i>Moehringia lateriflora</i>	Б	ДВ	300	50	400	900	12.5
<i>Aconitum fischeri</i>	Б	ДВ	< 300	50	< 300	800	12.5
<i>Clematis fusca</i>	Б	ДВ	300	50	400, 700	900	25
<i>Thalictrum minus</i> s. l. (<i>T. kemptense</i>)	Б	ЕАз	400	12.5	500	800	12.5
<i>T. minus</i> subsp. <i>thunbergii</i>	Б	ДВ	300	37.5	600	900	50
<i>Sorbus sambucifolia</i>	ГМ	ДВ	300	12.5	500	800	12.5
<i>Rubus sachalinensis</i>	Б	АмАз	< 300	50	700	700	12.5
<i>Filipendula camtschatica</i>	Б	Камч и др.	300	12.5	500	600	12.5
<i>Viola selkirkii</i>	АБ	Ц	250	75	300	800	25
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	ААл	Ц	100	+	300	700	+
<i>C. latifolium</i>	Б	Камч и др.	< 300	50	300	600	12.5
<i>Angelica genuiflexa</i>	БМ	ДВ	< 300	50	< 300	800	12.5
<i>Heracleum lanatum</i> subsp. <i>asiaticum</i>	АБ	Аз	< 100	20	< 100	900	+
<i>Eritrichium sericeum</i>	Б	Аз	300	62.5	300	700	12.5
<i>Pedicularis resupinata</i>	АБ	~Ц	< 300	25	500	800	12.5
<i>Linnaea borealis</i>	ГМ	Ц	370	12.5	400	900	+
<i>Tanacetum boreale</i>	Б	ДВ	< 300	50	300—400	700	12.5
<i>Artemisia opulenta</i>	ГБ	ДВ	< 300	50	300	700	25
<i>Senecio cannabifolius</i>		ДВ	< 300	50	300	700	25

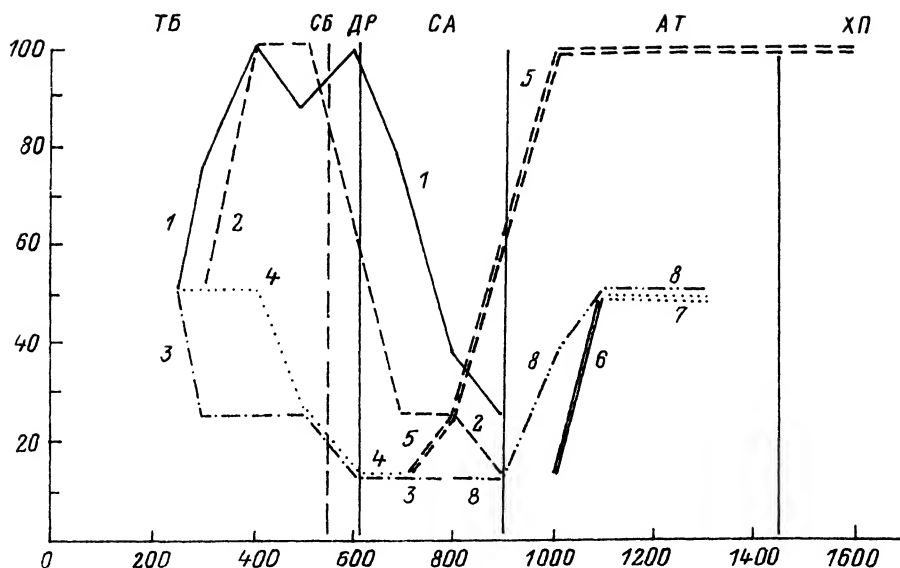


Рис. 4. Высотное распределение видов III и X ВЦГ.

III — растения лесного и стланикового поясов: 1 — *Maianthemum dilatatum*; 2 — *Betula ermanii*; 3 — *Heracleum lanatum* subsp. *asiaticum*; 4 — *Artemisia opulenta*; X — растения высших отделов гольцов: 5 — *Carex krascheninnikovii*; 6 — *Luzula camtschadolorum*; 7 — *Cardamine bellidifolia*; 8 — *Crepis chrysantha*.

рис. 5). Здесь по географо-генетической принадлежности все еще преобладают бореальные виды (их 5), гипоарктобореальные (2), и особенно специфичные для нее арктобореальные (5). Роль более высокоширотных элементов — гипоарктического (*Rubus arcticus*, *Gentiana auriculata*), гипоарктомонтанного (*Pyrola minor* subsp. *conferta*) и др. еще невелика. По типам ареалов преобладание имеют

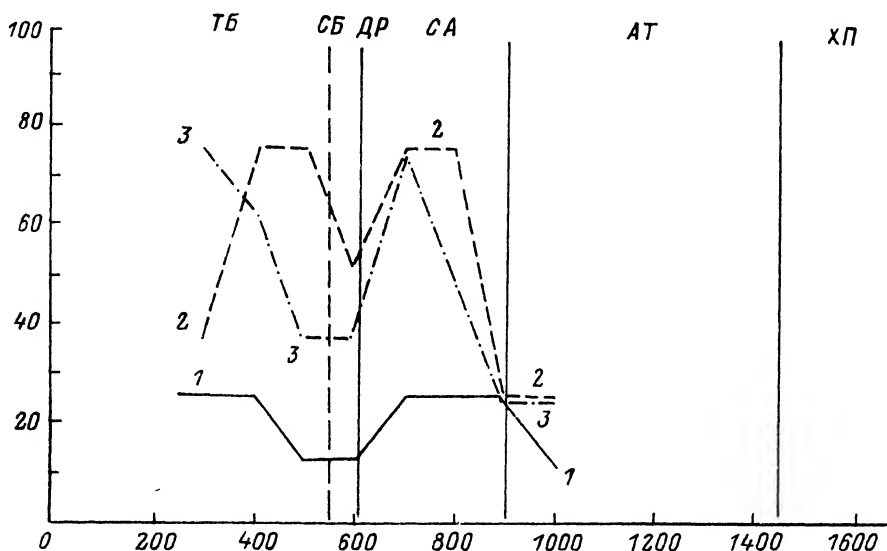


Рис. 5. Высотное распределение видов IV ВЦГ — растений лесов, заходящих в гольцы.

1 — *Iris setosa*; 2 — *Aruncus dioicus* var. *camtschaticus*; 3 — *Geranium erianthum*.

ТАБЛИЦА 4

IV ВЦГ — растения лесов, заходящие в гольцы

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	Б	ЕАз	< 300	100	600—700	100	1000	25
<i>Festuca rubra</i> s. l. (<i>F. eriantha</i> Honda?)	Б	ГА	40	20			1100	+
<i>Carex gynocrates</i>	БГ	АМАз	100	+	800—900	25	1000	12.5
<i>Allium strictum</i>	ГБ	ВЕАз	300	12.5	500	12.5	1000	+
<i>Iris setosa</i>	ГБ	ВАЗ	300	25	300—400	25	1000	12.5
<i>Silene repens</i>	С	АЛЕАз	500	+	600—700	+	1180	+
<i>Dianthus repens</i>	АлГ	АЛАЗ	< 200	20	< 200	20	1180	+
<i>Atragene ochotensis</i>	Б	ДВ	< 300	25	300	25	1100	[50]
<i>Aruncus dioicus</i> var. <i>kamtschaticus</i>	Б	ВАЗ	300	37.5	400—500	75	1000	25
<i>Rubus arcticus</i>	Г	Ц	< 300	75	300	100	1000	12.5
<i>Geranium erianthum</i>	Б	Бер	300	75	700	75	1000	25
<i>Viola epipsila</i> subsp. <i>repens</i>	АБ	ВАЗ	< 300	50	500—700	37.5	1000	12.5
<i>Pyrola minor</i> subsp. <i>conferta</i>	ГМ	ВАЗ	300	12.5	500	12.5	800	12.5
<i>Trientalis europaea</i> s. l.	АБ	Ц	< 300	75	300—600	100	1000	12.5
<i>Gentiana auriculata</i>	Г	ДВ	< 100	20	300	+	1000	+
<i>Ioschniackia rossica</i>	АБ	АЛЕАз	< 300	25	600	37.5	1100	[50]
<i>Galium boreale</i>	АБ	ВАЗ	< 200	100	< 300	100	1000	12.5
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	АБ	Ц	300	12.5	600	12.5	1000	+

ТАБЛИЦА 5

V ВЦГ — высотные убиквисты

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Pinus pumila</i>	М	СВАЗ	< 300	50	400	87.5	1100	100
<i>Luzula multiflora</i> subsp. <i>kjelmanniana</i>	ААл	АлДВ	100		?		1200	+
<i>Veratrum oxysepalum</i>	АБ	АлАз	< 300	25	800	87.5	1000	37.5
<i>Alnus fruticosa</i> var. <i>kamtschatica</i>	САл	ДВ	< 300	62.5	600—700	100	1100	100
<i>Polygonum viviparum</i>	ААл	Ц	< 300	25	1000	87.5	1100	[50]
<i>Spiraea beauverdieana</i> var. <i>stevonii</i>	ГМ	Бер	< 300	25	500—600	100	1100	[50]
<i>Vaccinium uliginosum</i> (incl. var. <i>microphyllum</i>)	Г	~Ц	< 300	25	1000	100	1100	[50]
<i>Solidago spiraeifolia</i>	ГБ	ДВ	300	12.5	700—800	87.5	1000	37.5
<i>Saussurea pseudotilesii</i> (incl. var. <i>alpicola</i>)	МСАл	Камч	300	75	300—900	87.5	1100	[100]

восточноазиатские виды (5), хотя более характерны циркумполярные (3); к последним близки аляскинско-евразийские *Silene repens* и *Boschniakia rossica*; дальневосточных видов 2 (*Atragene ochotensis*, *Gentiana auriculata*).

Убиквисты (табл. 5) — небольшая группа из 9 таксонов, занимающих весь исследованный мною профиль (до 1100 м). Они сохраняют большие или сопоставимые показатели высотной приуроченности на каждой ступени (рис. 6). Главная особенность группы — повышенная роль горных видов (монтанный вид *Pinus pumila*, субальпийский *Alnus fruticosa*, монтанно-субальпийский *Saussurea pseudotilesii* и др.). Бореальный элемент представлен северными субэлементами (арктобореальный *Veratrum oxysepalum*, гипоарктобореальный *Solidago spiraeifolia*). Гипоарктический элемент, господствующий среди убиквистов более северных горных систем, представляет одна голубика: это связано с более южным положением гор восточной Камчатки. По типам ареалов преобладают находящиеся здесь «у себя дома» эндемики и субэндемики Камчатки (*Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*, *Solidago spiraeifolia*, *Saussurea pseudotilesii*) и растения с преимущественным распространением на Северо-Востоке Азии (*Pinus pumila*, *Veratrum oxysepalum*).

Часть из входящих в VI ВЦГ (табл. 6) 19 таксонов выклинивается в средних частях склонов, видимо, из-за подавляющего действия кедровника и отчасти ольховника (*Parnassia palustris*, *Castilleja pavlovii* и т. п.). Другая часть (обычно с гиатусом большего размера) — аналог VIII ВЦГ плато Путорана: это виды крайних частей профиля, обладающих определенным экологическим сходством, чаще арктоальпийские — *Luzula oligantha* и т. п. (рис. 7). В VI ВЦГ полностью исчезают собственно бореальные виды; решающую роль приобретают виды арктобореальные (6, > 31%) и гипоарктические (5, ~ 26%). Такое «осевечение» группы, вполне согласующееся с ее более высоким положением на профиле, подчеркивается участием арктического (точнее, метаарктического — *Stellaria calycantha*) и арктоальпийского (*Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*) элементов. По типам ареалов и здесь преобладают

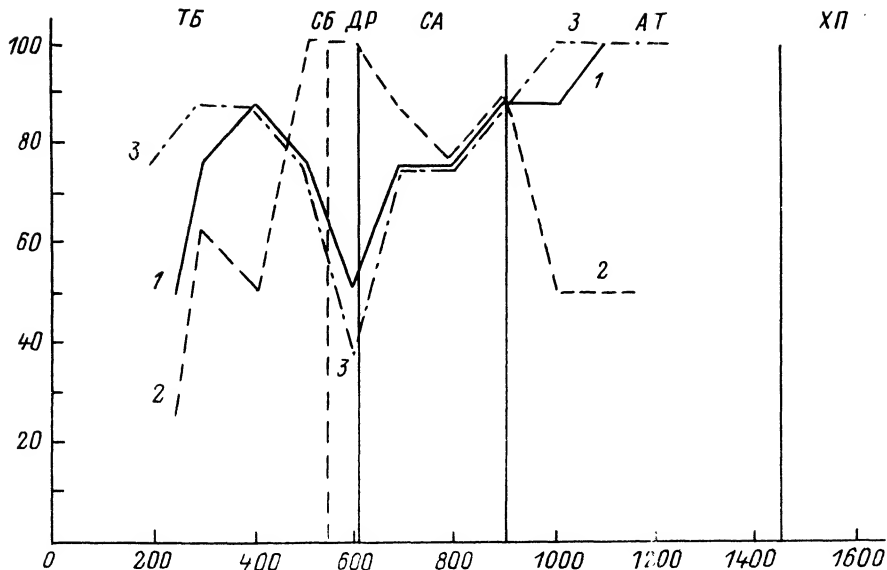


Рис. 6. Высотное распределение видов V ВЦГ — высотных убиквистов.

1 — *Pinus pumila*; 2 — *Spiraea beauverdiana* var. *stevonii*; 3 — *Saussurea pseudotilesii* s. l.

циркумполярные (6) и дальневосточные виды (4).

24 вида, составляющих VII ВЦГ (табл. 7), соответствуют группе растений верхнего предела древесной растительности в более западных субарктических горах. Эта ВЦГ — своеобразный антипод VI: высота максимальной встречаемости ее видов примерно соответствует высотам минимальной встречаемости видов VI ВЦГ (рис. 7). В VII ВЦГ происходит решающее изменение состава геоэле-

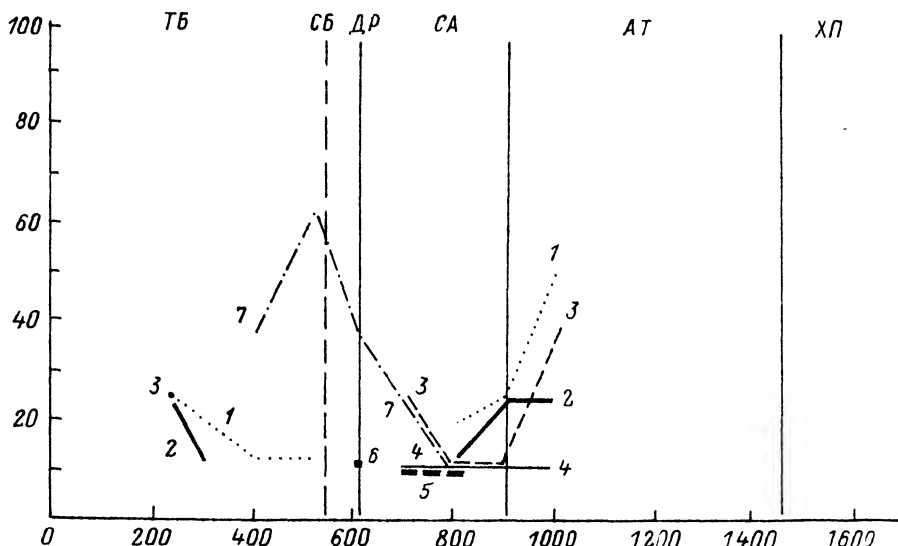


Рис. 7. Высотное распределение видов VI и VII ВЦГ.

VI — растения, выклинивающиеся в средней части склонов: 1 — *Betula nana* subsp. *exilis*; 2 — *Parnassia palustris* f. *tenuis*; 3 — *Castilleja pavlovii*; VII — растения пояса стлаников и субальпийских лугов: 4 — *Salix polaris*; 5 — *Rumex acetosa* subsp. *lapponicus*; 6 — *Epilobium hornemannii*; 7 — *Cacalia ka-tschatica*.

ТАБЛИЦА 6
VI ВЦГ — растения, выклинивающиеся в средней части склонов

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Equisetum arvense</i>	АБ	Ц	300	25	—	—	900	12.5
<i>Calamagrostis purpurea</i> s. l.	БМ	Камч	100	+			1000	12.5
<i>Carex microtricha</i>	НС	ДВ	~250	12.5			800	12.5
<i>C. vanheurckii</i>	МБ	ВАЗ	380	+			1000	25
<i>Luzula oligantha</i>	АБ	ДВ	< 300	+			800	12.5
<i>Fritillaria camtschaticensis</i>	ГБМ	АПц	100	+			800	12.5
<i>Salix pulchra</i>	Г	АмАз	300	+			700, 900	12.5
<i>S. pulchra</i> subsp. <i>parallelinervis</i>	ГБ	Камч	< 300	25			1000	50
<i>Betula nana</i> subsp. <i>exilis</i>	Г	АлВАЗ	300	25			1000	50
<i>Stellaria calycantha</i>	МетаА	Ц	375	+			800	12.5
<i>Papaver alboroseum</i>	МАл	Бер	400	12.5			1100	[50]
<i>Arabis lyrata</i> subsp. <i>kamtschatica</i>	АБ	АПц	370	12.5			700	12.5
<i>Parnassia palustris</i> f. <i>tenuis</i>	АБ	Ц	300	25			900—1000	25
<i>Pyrola incarnata</i>	ГБ	АмАз	< 300	25			900	12.5
<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>decumbens</i>	АГ	Ц	300	25			1000	12.5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> var. <i>minus</i>	ААл	Ц	< 300	25			1000	25
<i>Castilleja pavlovii</i>	Г	Камч	< 300	25			1000	37.5
<i>Pedicularis labradorica</i>	Г	Ц	< 300	25			900—1000	12.5
<i>Antennaria dioica</i>	АБ	ЕАз	< 300	25			1000	12.5

ТАБЛИЦА 7

VII ВЦГ — растения пояса стлаников и субальпийских луговин

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Athyrium distentifolium</i> var. <i>americanum</i>	САл	ДВАМ	600	12.5	600	12.5	900	+
<i>Phleum alpinum</i>	ААл	ГА	285	+	600	+	700	+
<i>Agrostis flaccida</i>	Б	ДВ	500	12.5	600	12.5	1000	12.5
<i>A. vinealis</i> subsp. <i>kudoii</i>	БГ	АлДВ	300	50	700	37.5	1100	[50]
<i>Calamagrostis sachalinensis</i> subsp. <i>litwinowii</i>	М	КурКамч			810	12.5		
<i>Poa schumuschuensis</i>	САл	ОхКамч			600	12.5		
<i>Carex podocarpa</i> var. <i>koraginensis</i>	АБ	АПл			700	62.5	1000	12.5
<i>Salix polaris</i>	ААл	П	700	12.5	800	12.5	1600	+
<i>Rumex acetosa</i> subsp. <i>lapponicus</i>	АлМ	ЕАз	700	12.5	800	12.5		
<i>Stellaria crassifolia</i>	АБ	П			600	12.5		
<i>Delphinium brachycentrum</i>	Б	Камч	300	25	700	+	1000	+
<i>Ranunculus nivalis</i>	А	П			880	+		
<i>R. pygmaeus</i>	АлА	П	600	+	900	+	1000	+
<i>Saxifraga bronchialis</i> subsp. <i>chervetoides</i>	А	ВС	380	+	700—800	+	> 1200	+
<i>Viola biflora</i>	ААл	П	500	12.5	700	25	1000	12.5
<i>V. langsdorffii</i>	САл	АПл			700	12.5	800	+
<i>V. sachalinensis</i>	Б	Аз	300	25	700—800	37.5	900	12.5
<i>Epilobium hornemannii</i>	Ал	П			600	12.5		
<i>Rhododendron aureum</i>	САл	ВАз	500	12.5	900—1000	62.5	1200	+
<i>Polemonium acutiflorum</i>	Г	Аз	375	+	700	+	1000	+
<i>Myosotis asiatica</i>	ААл	П			800—900	+		
<i>Castilleja pallida</i>	Н	Аз	700	+	800	+	950	12.5
<i>Cacalia kamtschatica</i>	САл	ДВ	400	37.5	500	62.5	800	12.5
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	Б	СахКамч	300	50	700	100	900	25

ТАБЛИЦА 8
VIII ВЛГ — растения голцов, заходящие в леса

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность				
			нижняя граница		максимум		верхняя граница
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	
<i>Lycopodium alpinum</i>	ААл	II	300	12.5	900	50	1200
<i>L. annotinum</i> subsp. <i>dubium</i>	Т	II	300	12.5	900	37.5	1000
<i>Poa malacantha</i>	АБ	АлДБ	100	+	1000	12.5	1900
<i>Festuca altica</i>	ГАл	Аз	300	25	800	62.5	1200
<i>Tofieldia coccinea</i>	ААл	АмАз	550	+	1100	[50]	1200
<i>Salix chamissonis</i>	ААл	АлДБ	550	+	1000	50	1200
<i>S. reticulata</i>	ААл	II	760	+	1000	12.5	
<i>Polygonum tripterocarpon</i>	ААл	ЕАз	500	+	1000	62.5	1100
<i>Stellaria escholtziana</i>	ААл	СВАз	400	12.5	1100	[50]	1600
<i>Droba lonchocarpa</i>	Ал	Бер	380	+	1100	+	1800
<i>Rhodiola atropurpurea</i>	МАБ	АлII	700	25	1100	[50]	
<i>Potentilla fruticosa</i>	ТБ	~II	300	25	1000	62.5	1100
<i>Sanguisorba officinalis</i> var. <i>polygama</i>	ТА	ЕАз?	300	25	800—900	37.5	1000
<i>Oxytropis kamischatica</i>	М	Камч	< 200	20	900	+	1000
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	АлА	СЕ	350	25	1000	37.5	1200
<i>Astragalus alpinus</i>	Ал	II	100	+	700	+	1400
<i>Arctostaphylos alpina</i>	ААл	II	300	25	900	37.5	1300
<i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>sibiricum</i>	ТБ	АлII	< 300	50	900—1000	50	1100
<i>Veronica grandiflora</i>	БМ	АлII	500	25	1000	25	1100
<i>Pedicularis verticillata</i>	АМ	АМЕАз	500	12.5	1000	62.5	> 1000
<i>Artemisia arctica</i> subsp. <i>subarctica</i>	ААл	~АлII	300	25	900	87.5	1100
<i>A. tilessi</i>	АлА	(Е)АмАз	100	+	700	+	900
<i>Taraxacum rubiginans</i>	МБ	Камч	550	+	800	+	900

ТАБЛИЦА 9

IX ВЦГ — растения альпийско-тундрового пояса

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Huperzia arctica</i>	А	Ц	920	+	1100	+	1300	+
<i>Hieracloides alpina</i>	ААл	~Ц	850	+	900	37.5		
<i>Calamagrostis purpurascens</i> subsp. <i>arctica</i>	ГАл	АлДВ	900	12.5	1000	12.5		
<i>C. sesquiflora</i>	БГ	ДВ	700	12.5	1000	75	1100	[50]
<i>Trisetum spicatum</i>	ААл	Ц	800	37.5	1100	[50]	1300	+
<i>Poa beringiana</i>	М	ДВ	800	25	900	25	1100	[50]
<i>Juncus beringensis</i>	ААл	ДВ	700	12.5	800—1000	25	1200	+
<i>Luzula multiflora</i> subsp. <i>sibirica</i>	АлА	Аз			800	25		
<i>Lloydia serotina</i>	ААл	~Ц	700	12.5	1000	37.5	1200	+
<i>Salix arctica</i> subsp. <i>crassijulis</i>	ГАл	АлДВ	520	+	1000	87.5	1200	+
<i>Polygonum bistorta</i> subsp. <i>plumosum</i>	АГ	АлВАз	900	12.5	1000	12.5	1100	[50]
<i>Minuartia arctica</i>	ААл	АлАз	900	12.5	1100	[50]	1300	+
<i>Castrolychnis apetala</i> s. l.	ААл	~Ц	650	12.5	1000	12.5	1600	+
<i>Anemone sibirica</i>	ААл	АлВАз	800	50	1000	100		
<i>Ranunculus sulphureus</i>	А	~Ц			950	+		
<i>Thalictrum alpinum</i>	ААл	Ц	700	12.5	1000	62.5	1100	[50]
<i>Papaver microcarpum</i> s. l.	АлА	АлСВАз	830	+	1200	+	1800	+
<i>Eranium parryoides</i>	ААл	СВАз	600	+	700	+		
<i>Parrya nudicaulis</i>	АлА	Ц	750	+	900	25	1100	[50]
<i>Saxifraga nelsoniana</i> subsp. <i>par-sildiana</i>	АлА	Бер	600	12.5			1600	+
<i>Potentilla nivea</i> s. l.	Ал	Ц	550	+	1000	+		
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АлА	Ц	800	12.5	800	12.5	1100	+
<i>Dryas punctata</i>	АлА	АлЕАз	900	12.5	1100	[50]	1300	+
<i>Oxytropis revoluta</i>	ГАл	ДВ	400	12.5	800—1000	25	1400	+
<i>Viola biflora</i> subsp. <i>avatschensis</i>	Ал	ОхКамч	650	+			1200	+

ТАБЛИЦА 9 (продолжение)

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность					
			нижняя граница		максимум		верхняя граница	
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	м над ур. м.	%
<i>Loiseleuria procumbens</i>	ААл	Ц	700	12.5	1000	62.5	1100	+
<i>Phyllocladus caerulea</i>	ААл	Аок	600	12.5	800—1000	50	1500	+
<i>Bryanthus gmelinii</i>	Ал	ДВ	900	25	1100	[50]	1500	+
<i>Cassiope lycopodioides</i>	Ал	АПц	700	12.5	1000	37.5	1500	+
<i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>androgynum</i>	ГБ	Аз	1000	12.5	1100	[50]	1300	+
<i>Diaperis obovata</i>	ААл	АлАз	500	12.5	900	12.5	1300	+
<i>Primula cuneifolia</i>	ГАл	АлДВ	500	12.5	1100	[100]	1300	+
<i>Androsace chamaejasme</i> subsp. <i>capitata</i>	ГАл	ДВ	750	+				
<i>Gentiana algida</i> var. <i>romanzowii</i>	ААл	АлДВ	950	+	1100	[50]	1400	+
<i>G. glauca</i>	ААл	Бер	500	12.5	900	12.5	1000	12.5
<i>Eritrichium villosum</i>	ААл	ЕАз	800	12.5	900	+	1900	+
<i>Lagotis minor</i> *	АлА	ЕАмАз			900	12.5		
<i>Pedicularis amoena</i> s. l. (<i>P. eriophora</i>)	ААл	ЕАз	900	12.5	1000	12.5		
<i>P. oederi</i>	ААл	Ц	700	12.5	1000	50	1100	[50]
<i>P. sudetica</i> subsp. <i>pacifica</i>	Г	Бер	900	+			1000	+
<i>Campanula lasiocarpa</i>	Ал	Бер	550	12.5	1000	62.5	1100	[50]
<i>Erigeron muirii</i> s. l.	МетаА	САзАм	800	25	1000	50		
<i>Artemisia furcata</i>	Ал	ВАЗ	100	+	1100	[50]	1400	+
<i>Senecio tundricola</i>	АлА	АлАз	140	+	900	+	1000	+

Примечание. * Л. И. Иванова (Арктическая..., 1980, 8 : 268—269) приводит для Камчатки только *L. glauca*; однако растения здешних высокогорий не отличимы от *L. minor* более западных высокогорий и секторов Арктики.

ТАБЛИЦА 10

X ВЦГ — растения высших отделов голецов (вулканогенных пустынь, высокогорных тундр и т. п.)

Таксоны	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность				
			нижняя граница		максимум		верхняя граница
			м над ур. м	%	м над ур. м.	%	
<i>Carex krascheninnikovii</i>	ААл	ДВ	700	12.5	1000—1100	100	1600
<i>C. melanocarpa</i>	АлА	Аз	900	25	1000—1100	50	1200
<i>Luzula kamtschadalarum</i>	(А)Ал	ДВ	1000	12.5	1100	[50]	
<i>Salix berberifolia</i> subsp. <i>kamtschatica</i>	Ал	Камч	900	+	1300	+	1700
<i>S. sphenophylla</i>	ААл	АлСВАз	400	+	1100	[100]	1500
<i>Oxyria digyna</i>	ААл	Ц	1000	12.5	1100	[50]	1700
<i>Stellaria fischerana</i> *	АлА	ВАз			1100	[50]	
<i>Minuartia macrocarpa</i>	А	АлАз	1100	[50]			1800
<i>Oxygraphis glacialis</i> **	А	АлАз			> 1000	+	
<i>Saxifraga bronchialis</i> subsp. <i>funstonii</i>	МЕТаА	АмСВАз	550	+	1000	+	1900
<i>S. merckii</i>	Ал	СДВ	650	+	1000	12.5	1900
<i>Cardamine bellidifolia</i>	ААл	Ц	1100	[50]	1100	[50]	1200
<i>Potentilla elegans</i>	ААл	АмВАз			1300?	+	1900?
<i>P. uniflora</i> s. l. (incl. <i>P. vulcanicola</i>)	АлА	АмАз	1000	25	1100	[50]	1700
<i>Novosiviersia glacialis</i>	АлА	АмАз	1200	+	1600?	+	1800
<i>Oxytropis pumilio</i> s. l.	АлА	СВАз	1000	+	1100—1200	+	1600
<i>Pedicularis lanata</i> subsp. <i>pallasii</i>	Ал	Камч	1100	+	1200—1500	+	1600
<i>Senecio resedifolius</i>	ААл	Ц	< 100	+	1200—1500	+	> 1600
<i>Artemisia borealis</i> subsp. <i>merletii</i>	М	ДВ	< 100	+	1100	[50]	> 1600
<i>A. glomerata</i>	ААл	Бер	900	12.5	1000	75	1500
<i>Crepis chrysanthra</i>	ААл	ВЕАз	800	12.5	1100	[50]	1500
<i>C. nana</i>	ААл	АмВАз			1300?	+	(Гора Шмидта)

Примечание. * У наших растений листья опушены не только сверху, но частично и снизу. ** По *Oxygraphis glacialis*, *Potentilla elegans*, *Crepis nana* и т. п. видам я располагаю только данными, любезно сообщенными мне В. В. Якубовым.

ментов. Бореальных видов (даже с учетом арктобореальных *Carex podocarpa* var. *koraginensis* и *Stellaria crassifolia*) здесь всего 6 (~ 25%), бореально-гипоарктических (*Agrostis vinealis* subsp. *kudoii*) и собственно гипоарктических (*Polemonium acutiflorum*) по 1. Преобладание получают виды, связанные с горами, всего их 8 (> 33%), причем определяют облик группы субальпийские растения *Athyrium distentifolium* var. *americanum*, *Cacalia kamtschatica*, фиалки и пр. Арктоальпийский элемент впервые почти уравнивается с бореальным (5 видов, ~ 22%), но наиболее высокоширотный арктический элемент пока представлен только 2 видами. В наборе типов ареалов сохраняется большая пестрота. Наиболее весомы и здесь циркумполярный (7 видов) и дальневосточный типы ареалов (6, из них 4 — субэндемики Камчатки).

Представленные в VIII ВЦГ (табл. 8) 23 таксона по широте расселения на профиле иногда близки к убиквистам (*Polygonum tripterocarpum*, *Sanguisorba officinalis* var. *polygama* и т. п.), но максимальная их встречаемость наблюдается всегда в гольцах (тундровый пояс; рис. 2). В этой ВЦГ еще сохраняется участие гипоарктических (*Lycopodium annotinum* subsp. *dubium*) и даже гипоарктобореальных видов (*Potentilla fruticosa*, *Empetrum nigrum* subsp. *sibiricum*). Повышено участие монтанных и близких им видов — их 3; альпийских 2. Основу группы составляют арктоальпийские виды — вместе с гипоарктоальпийским видом *Festuca altaica* их 9 (39%). Альпийско-арктических и гипоаркто-арктических видов 3, но строго арктических еще нет совсем. По типам ареалов наиболее важны виды с американскими связями — американско-азиатские, американско-евразийские, аляскинско-дальневосточные, и особенно амфиокеанские (всего 9). На втором месте циркумполярные виды (6).

44 таксона, входящих в IX ВЦГ (табл. 9), довольно строго связаны с альпийско-тундровым поясом: если они и заходят в смежные вулканогенные пустыни и подгольцовый пояс, то лишь в составе горных тундр и альпийских лужаек (редко встречаются в подгольцовых ольховниках и на щебнистых полях). В этой группе, безусловно, преобладают арктоальпийские (18) и гипоарктоальпийские виды (5), в общем составляющие более половины группы (> 52%); собственно альпийских видов 5. Становится очень весомым арктический элемент с его субэлементами: всего 11 таксонов, однако строго арктических только 2 (*Huperzia arctica*, *Ranunculus sulphureus*). Единственный гипоарктический подвид — *Pedicularis sudetica* subsp. *pacifica*. Собственно бореальные виды здесь исчезают совершенно, но есть гипоаркто-бореальные и бореально-гипоарктические (*Calamagrostis sesquiflora*, *Empetrum nigrum* subsp. *androgynum*). По типам ареалов картина менее однородна. Главная особенность — повышенная роль преимущественно восточных видов с американскими связями: аляскинско-азиатских, аляскинско-восточноазиатских, аляскинско-дальневосточных (10), американско-азиатских и близких к ним (2), берингийских (4), амфиокеанских (*Cassiope lycopodioides*); с амфиокеанской *Phyllodoce caerulea* их всего 18 (41%). Сохраняют значение и циркумполярные виды (13, ~ 27%). Дальневосточных видов сравнительно мало (7); единственный субэндемик Камчатки — *Oxytropis revoluta* (рис. 3).

X ВЦГ (табл. 10) включает в себя 22 таксона, приуроченных к верхней части тундрового пояса, но чаще встречающихся в поясе вулканогенных гольцовых пустынь, которые практически не затрагивались прокладкой профилей. *Artemisia borealis* subsp. *mertensii* (как и *A. furcata* из IX ВЦГ) отмечена, помимо высших отделов гольцов, также на щебнистых полях у р. Каменистой (30—40 м над ур. м.), чем напоминает VIII ВЦГ плато Путорана (горно-тундровые растения, заходящие в приозерья). В X ВЦГ сохраняется пестрота типов ареалов, но набор геоэлементов унифицируется: в нем остаются почти исключительно высокогорные и высокоширотные виды. Арктоальпийских видов здесь 9, альпийско-арктических и арктических (*Minuartia macrocarpa*, *Oxygraphis glacialis*) — 8; кроме того, 3

альпийских (точнее, гольцовых) вида и подвида (с учетом *Luzula kamtschadalarum*, приближающегося к арктическим видам, получается 4) и 1 монотипный (*Artemisia borealis* subsp. *mertensii*). Из типов ареалов важнейший — американо-азиатский (9 видов), второй по значению — дальневосточный (6 видов и подвидов, из них 2 камчатских — *Salix berberifolia* subsp. *kamtschatica*, *Pedicularis lanata* subsp. *pallasii*) (рис. 4).

Заключение

Отмеченные в горах восточной Камчатки 343 вида и подвида сосудистых растений распределяются в 10 ВЦГ. В низших на профиле 4 ВЦГ преобладают бореальные виды; всего в них 202 вида, почти 59% от общего числа. Даже в V ВЦГ (высотных убиквистов), где в более западных и северных горах всегда в большинстве гипоарктические виды, они представлены одной голубикой. Оригинальна VI ВЦГ растений, выклинивающихся в средней части склонов, — аналог VI ВЦГ, описанной для хр. Колымского (Куваев, 1986): ее возникновение обусловлено подавляющим действием кедровника. Перелом в составе геоэлементов происходит в VII ВЦГ — растений пояса стлаников и субальпийских луговин: бореальных видов здесь уже очень мало, гипоарктический — 1, преобладают различные горные виды. В собственно высокогорных ВЦГ (VIII—X) общая численность видов невелика (89, 26%). Решающая роль в них принадлежит аркто-альпийским видам, и только в X ВЦГ, связанной преимущественно с вулканогенными высокогорными пустынями, они уравниваются с арктическими видами.

Основные отличия от более западных субарктических гор — повышенная роль низших на профиле ВЦГ с преобладанием бореальных видов, падение роли высших на профиле ВЦГ и преобладающих в них высокогорных и высокоширотных элементов, появление VI ВЦГ. Все же по набору ВЦГ, их последовательности на профиле, составу геоэлементов и пр. горы восточной Камчатки довольно близки к более западным субарктическим горам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арктическая флора СССР. Вып. 1—10. М.; Л.: Наука, 1960—1987. — Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Пutorана. Л.: Наука, 1980а. 252 с. — Куваев В. Б. Закономерности высотного распределения растений на Приполярном Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1980б. С. 35—73. — Куваев В. Б. Особенности высотного распределения растений в условиях резко континентального климата (на примере Западного Верхоянья) // Пространственная структура экосистем. Л.: Наука, 1982. С. 83—95. — Куваев В. Б. Высотное распределение и задачи охраны сосудистой флоры в горах Камчатки (на примере Кроноцкого заповедника) // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. X Всесоюз. симп. Ч. 1. Магадан: Изд-во ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 25—26. — Куваев В. Б. Особенности высотного распределения флоры в районах с приморским и континентальным климатом Магаданской области (Колымский хребет) // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986. С. 61—65. — Салмина Н. П., Минеева О. Н. Высотное распределение высших сосудистых растений и их жизненных форм на горе Косвинский камень (Северный Урал) // Флора и растительность эталонных и охраняемых территорий. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1986. С. 59—77. — Серебряков И. Г. Анализ высотного распределения растений горных ельников Заилийского Алатау // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50. Вып. 5-6. С. 126—137. — Серебряков И. Г., Куваев В. Б. Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та. Тр. каф. ботаники. 1951 (1952). Т. 19. Вып. 1. С. 49—74. — Серебрянный Л. Р. Исландия. М.: Мысль, 1969. 247 с. — Станюкович К. В. Растительность высокогорий СССР. Ч. 1. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР, 1960. 169 с. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — Якубов В. В. Сосудистые растения Кроноцкого государственного заповедника (Камчатская область): Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 23 с. — Якубов В. В.

Сравнительная характеристика двух высокогорных флор Кроноцкого заповедника (Камчатская область) // Комаровские чтения. 1987. Вып. 34. С. 22—43. — *Bader F. J. W.* Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in der Gebirge des Tropengürtels // Nova Acta Leopoldina. N. F. 1960. Bd 23 (148). S. 1—544. — *Beals E. W.* Effect of a steep environmental gradient on the vegetational gradient // Tenth Int. Bot. Congress. Abstracts. Edinburgh, 1964. P. 285—286. — *Borysiak J.* Scale i liczby ecologiczne roślin naczyniowych pieter reglowych masywu Babiej Góry. Poznan: Univ. A. Mickiewicza. Ser. Biologia. N 27. 1984. 149 p. — *Borysiak J.* Pionowe rozmieszczenie wybranych gatunkow flory naczyniowej na tle pietrowego ukladu roslinnosci w masywie Babiej gory (Beskid Zachodni) // Bad. fizioogr. Pol. Zachod. B. 1987 (1989). Vol. 38. P. 155—165. — *Löve A., Löve D.* The history and geobotanical position on the Icelandic flora // Phytocoenologia. 1979. N 6. P. 94—105. — *Mirek Z.* Zasięgi wysokościowe roślin naczyniowych w Karpatach i ich klasyfikacja // Wiadomości botaniczne. 1989. Vol. 33. N 2. P. 57—64. — *Slavik B.* Výsková minima a maxima v rozšíreni druhu cévnatých rostlin ČSR. 1 // Zpr. Čs. bot. spolec. 1983. Vol. 18. N 2. P. 89—98. — *Troll C.* Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde // Hauptversamml. der Gesellschaft von Freuden und Forderern der Rhein. Bonn, 1941. Bericht d. 23. S. 49—96. — *Troll C.* Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht // Naturwiss. 1961. Bd 48. H. 9. S. 332—348.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова РАН
Москва

Получено 15 V 1991

SUMMARY

Ten altitudinal-coenotic groups (AGG) of vascular plants are established in the interval 300—1100 m above s. l. at East Kamchatka mountain region: (I), plants of the forestbelt near rivers (75 species); (II), plants of the forest belt (75); (III), plants of the forest and elfin wood belts (34); (IV), forest plants, ascending the high mountains (18); (V), plants-high ubiquists (9); (VI), plants disappearing in the middle parts of the mountain slopes (19); (VII), plants of the belt of the elfin-woods and subalpine meadows (24); (VIII), the high mountain plants, descending to the forests (23); (IX), plants of the alpine-tundra belt (44); (X), plants of the highest sections of the high mountains (volcanic deserts, a. o.; 22). The general differences from the western subarctic mts.: (1) the high significance of the I—IV ACG with prevailing of boreal elements (202 species, almost 59% of the total number); (2) diminishing of the role of ACG which stand on the highest parts of the profile and which are formed by the high-mountain and high-latitude elements; (3) the appearance of VI ACG due to the influence of *Pinus pumila* (also in the Kolymskij Range).

УДК 581.55 : 581.533 (571.65)

© 1993

С. С. Холод

СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ КАК ОТРАЖЕНИЕ ЛАНДШАФТНОЙ ОБСТАНОВКИ И ЕЕ ИСТОРИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

S. S. HOLOD. THE STRUCTURES OF THE VEGETATION COVER OF THE WRANGEL ISLAND AS THE REFLECTION OF THE LANDSCAPE SITUATION AND ITS HISTORICAL CHANGES

Дифференциация растительного покрова (РП) о-ва Врангеля на структуры определяется во многих случаях снежно-ветровым фактором и его колебаниями (флуктуациями) в геоисторическом времени. В рассмотренных двух типах природных моделей — катенах, различающихся интенсивностью проявлений снежно-ветрового фактора, принципиально разный характер дифференциации РП: в катенах закрытого типа — поясное распределение элементов и плавные переходы между ними, в катенах открытого типа — полосчатое распределение элементов и резкие переходы. Эволюция РП, рассматриваемого на уровне надценотической неоднородности, на о-ве Врангеля связана с увеличением в ландшафте роли структур РП, формирующихся на катенах открытого типа, повышением уровня сложности и увеличением площади отдельных структур, что позволяет этим структурам адекватно реагировать на флуктуации среды.

Под структурой РП будем понимать территориальную единицу неоднородного растительного покрова, характеризующуюся определенным рисунком в пространстве, фитоценотическим составом, экологическими и динамическими связями между составными частями. Синонимы понятия «структура» в принятом нами смысле — фитоценохора (Сочава, 1979), комбинация растительного покрова (Грибова, Исаченко, 1972), неоднородная территориальная единица РП (ТЕРП) (Катенин, 1988; Холод, 1988). В отличие от понятия «структуры растительного покрова надценотического уровня неоднородности», принятого в геоботанике (Грибова, Исаченко, 1972), под которым подразумевается общий характер сложения РП в безранговом его значении, мы в настоящей работе будем рассматривать структуру РП как категорию, имеющую определенный ранг, уровень сложности и замкнутый ареал на местности. Такое понимание структуры РП близко принятому в почвоведении понятию структуры почвенного покрова (СПП) (Фридланд, 1972). В дальнейшем изложении, чтобы избежать терминологической путаницы, будем употреблять понятие структуры РП только в принятом нами смысле.

В данной работе рассмотрены структуры РП, охватывающие три уровня сложности; структура каждого последующего уровня сложности включает в себя структуру предыдущего уровня в качестве составной части. Выделены следующие уровни сложности: растительность полос нижних и средних частей катен; растительность блока полос, расположенных параллельно друг другу; растительность блока параллельных катен (каждая из которых представлена блоком параллельных полос). Кроме того, нами различаются элементы и ячейки элементов структур. Элементы структур слагают каждую из перечисленных структур; они представлены растительными сообществами или разреженными группировками растений. Ячейки элементов структур представлены фрагментами сообществ

и характеризуют специфический для арктической тундры тип внутриценотического сложения РП, формирующий в условиях повсеместного проявления криотурбационной динамики грунтов.

Нами рассмотрены на основе представлений о составе, строении, уровнях сложности, ранге неоднородности структур РП возможные пути эволюции (трансформации) РП низко- и среднегорий о-ва Врангеля в условиях флуктуаций снежно-ветрового режима.

Структуры РП как образования, устойчивые в пространстве по признаку набора элементов и характеру топопоследовательности этих элементов, характеризуются единым типом обмена со средой, обусловленным взаимодействием ряда экологических факторов (Сочава, 1979). В процессе этого обмена вырабатывается определенный тип связи между параметрами структур РП и абиотической средой, который со временем приобретает характер жесткой или однозначной зависимости. Под средой в данном случае будем понимать комплекс геолого-геоморфологических, почвенных и гидрологических факторов (энтопий; Раменский, 1938) в совокупности с климатом территории. Жесткую зависимость от характеристик среды мы рассматриваем как однозначное соответствие этим характеристикам основных параметров структур РП — типологического состава, занимаемых ими площадей и характера границ между элементами структур.

В арктической тундре о-ва Врангеля такая жесткая связь проявляется в определяющем влиянии почво-грунтов на типологический состав структур РП и узор, образуемый этими структурами в пространстве. Вместе с тем в РП острова проявляется ряд черт, указывающих на отклонения от этой определяющей зависимости или на несоответствие основных характеристик структур РП особенностям сложения энтопия. Такая ситуация связана с резким возрастанием роли климатической составляющей в общем природном фоне арктической тундры о-ва Врангеля. Климатические особенности острова — крайняя малоснежность в сочетании с низкими температурами и сильными ветрами — определяют в ряде случаев климатогенный характер структур РП, т. е. преимущественное отражение этими структурами вариаций климатических параметров в пространстве.

Соответствие и несоответствие основных характеристик структур РП особенностям сложения энтопия и роль климатической составляющей среды в формировании структур РП прослеживаются при сопоставлении друг с другом неоднородных территориальных единиц (структур) РП, приуроченных к различным территориальным позициям в ландшафте, характеризующимся различной степенью «продвинутой» на фоне определенного ландшафтного процесса. Таким процессом является преобразование горных склонов — их длительное (в геосторическом времени) отступление под влиянием фактора нивации.

С учетом относительно высокой роли нивации и склоновых процессов в формировании структур РП низко- и среднегорий о-ва Врангеля в качестве территориального объекта, позволяющего оценить зависимость структурных параметров РП от среды, выбрана катена — серия геосистем, объединенная однопавленными процессами вещественно-энергетического переноса (Коломыц, 1987). Катена позволяет оценить как вклад геолого-геоморфологических и почвенно-грунтовых условий в формирование особенностей структур РП, так и вклад климатической составляющей среды в формирование этих особенностей. Катена является носителем совокупности биогеоценозов, в каждом из которых выделяется растительный компонент (Мордкович и др., 1985). Структуры РП «скомпанованы» на пространстве катены в топопоследовательность, соответствующую последовательности основных элементов рельефа или геохимических звеньев (элювиальные, транзитные, транзитно-аккумулятивные). В наиболее общем случае такая топопоследовательность структур РП наряду с последовательностью почвенно-грунтовых разностей характеризует явление катенарной дифференциации (Джеррард, 1984). В зависимости от уровня сложности рассматри-

ваемых структур катена будет носителем большего или меньшего их числа. В частном случае одна сложная структура РП может охватывать все пространство катены (Холод, 1991).¹

Далее нами рассмотрены экологические особенности формирования нижних и средних частей катен (шлейфов — транзитных и транзитно-аккумулятивных позиций катен) двух типов и соответствующих им структур РП. Площадь последних в процессе рассмотрения принимается равной площади отграниченных сбоку глубокими ложбинами шлейфов — нижних частей катен — и уточняется в ходе анализа процесса формирования определенного типа сложения РП территории.

I тип. Этот тип катен характеризуется тем, что весь шлейф, располагающийся ниже юммы — зоны перехода склона в шлейф, в течение всего года находится в ветровой тени. Это связано с постоянными и сильными в течение зимнего периода ветрами северного и северо-восточного направлений (Леонтьева, 1937) и наличием высокого нивального уступа, обычно ориентированного на юг или юго-запад; уступ выполняет ветрозащитную функцию по отношению к нижерасположенному шлейфу. Сильные зимние ветры, несущие массу снега с вышерасположенных плоскостей рельефа, по достижении уступа сбрасывают к его подножию и на весь шлейф этот снег. Защитная функция нивального уступа состоит в том, что он предохраняет поверхность грунта на шлейфе от коррадирующего действия ветров, разгруженных от снега в зоне уступа. В результате защитной функции уступа нижерасположенный шлейф оказывается полностью заснеженным в течение всей зимы. Заснеженность шлейфа и снежник у подножия уступа способствуют постоянному увлажнению поверхности грунта на шлейфе в течение всего лета. Схематический профиль такой катены изображен на рис. 1, А.

При принятии ряда посылок — достаточно выработанного профиля равновесия склона, определяющего постепенное измельчение субстрата сверху вниз по склону, геохимически однородного состава грунтов, единого (не распавшегося на части) снежника, задающего равные начальные значения фактора увлажнения в верхней части шлейфа, тип сложения РП таких катен характеризуется следующими особенностями: 1) преимущественно поясным распределением элемен-

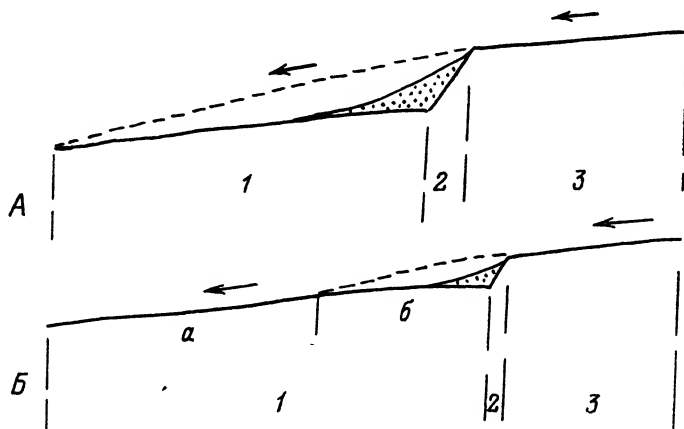


Рис. 1. Продольные профили катен пологих куполообразных складок западной части о-ва Врангеля.

А — профиль катены закрытого типа; Б — профиль катены открытого типа; 1 — склон выше уступа; 2 — нивальный уступ; 3 — шлейф; стрелками показано направление господствующих ветров; пунктирная линия — кровля участка затишья; а — зона переувлажнения; б — зона иссушения; точки — снежник.

¹ Такая сложная структура РП рассмотрена нами как фитокатена (Холод, 1991).

тов в последовательности сверху вниз по шлейфу; 2) континуальным характером (отсутствием резких границ между поясами) РП; 3) расчленением покрова на параллельные полосы сверху вниз по склону в верхней и нижней частях шлейфа и отсутствием таких полос в средней его части; 4) преимущественно однозначным соответствием типологических разностей РП разностям грунта. По характеру ориентации поверхности склона на шлейфе к воздушным потокам такие катены мы называем закрытыми. Структуры РП таких катен обнаруживают сходство со структурами РП катен субарктического типа, описанного нами ранее (Холод, 1991). В нижних частях катен закрытого типа на о-ве Врангеля преобладают осоково-кустарничково-моховые (*Ditrichum flexicaule*, *Aulacomnium turgidum*, *Salix reptans*, *S. polaris*, *Dryas punctata*, *Carex lugens*) сообщества (на сухих полосах) и травяно-кустарничково-осоково-моховые (*Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *Carex lugens*, *Salix pulchra*, *Arctagrostis latifolia*, *Equisetum arvense*) сообщества (на влажных полосах).

Наибольшее видовое богатство в катенах закрытого типа достигается в зонах юмма и верхнего шлейфа. В этих зонах задается развитие растительности всей нижележащей части шлейфа: изменения в РП нижележащего шлейфа не выходят за рамки флористического и ценотического разнообразия, характерного для юмма. Это определяется большим набором микро- и нанозкотопов в зоне юмма, а также распадением РП в нижней части шлейфа на самостоятельные микрогруппировки, клоны и особи. Катенарная дифференциация растительности в катенах такого типа проявляется как очень постепенное в пространстве изменение типологического состава растительности, происходящее сопряженно с изменением почвенно-грунтовых разностей.

II тип. Формирование этого типа катен связано с качественно новой стадией развития рельефа, достигаемой в процессе отодвигания снежником вертикальной тыловой стенки (уступа).² Такая стадия связана с выходом нижней части шлейфа из зоны ветровой тени; в результате эта часть шлейфа подвергается воздействию сильных ветров. При этом запасов воды «ушедшего» в глубь горной складки (вслед за уступом) снежника становится уже недостаточно для обводнения нижней части шлейфа, что приводит к ее резкому иссушению. В результате на шлейфе возникают две экологически резко отличающиеся зоны: а) зона ветровой тени и относительно высокого увлажнения; б) зона иссушения (рис. 1, Б). Снежник в этих катенах распадается на ряд изолированных снежничков, каждый из которых через сток «контролирует» только определенную зону шлейфа. Такие катены будем называть катенами открытого типа.

Структуры РП на этих катенах отличаются от структур РП катен закрытого типа по всем параметрам, отмеченным выше для катен I типа. Наиболее существенной структурной особенностью РП катен открытого типа является наличие полосчатого рисунка (полосы располагаются вдоль шлейфа на всем его протяжении). Это связано с микрорельефом — наличием ложбин 5—10 м шир., 25—40 см гл. и широких (50—150 м) грив между ними. Ложбины формируются, как правило, в условиях повышенного увлажнения, определяемого расположенными в зоне юмма небольшими снежниками. Каждая полоса в фитоценотическом отношении представляет собой однотипное образование; в ряде случаев все пространство полосы представлено одной типологической разностью, совпадающей по объему с ассоциацией (или комитацией — типом разреженных группировок; Александрова, 1983). Чаще всего такая ситуация наблюдается в ложбинах, занятых на породах кислого состава осоково-моховыми (*Aulacomnium turgidum*, *Distichium capillaceum*, *Carex lugens*), а на породах карбонатного состава — мохово-ивково-дриадовыми (*Dryas integrifolia*, *Salix rotundifolia*, *Tomenthypnum*

² Отметим неоднозначность трактовки рядом авторов роли снежников в формировании уступов и террас в Арктике (Боч, 1946; Чайко, 1988).

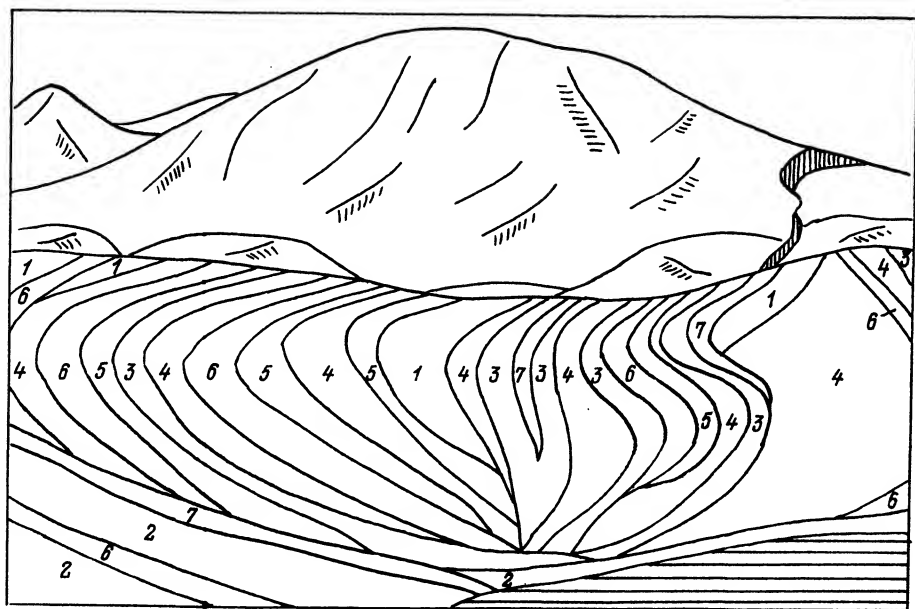


Рис. 2. Полосчатый рисунок РП на приморской равнине (район лагуны Комсомол).

1 — лишайниково-дриадово-ивковая (*Salix phleophylla*, *Dryas punctata*, *Bryocaulon divergens*) сухая бугристо-полигональная тундра; 2 — кустарничково-кустарниковая (*Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, *S. reptans*, *Dryas punctata*) сухая крупнопятнистая тундра; 3 — травяно-ивово-дриадовая (*Dryas integrifolia*, *Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, *Parrya nudicaulis*) сухая пятнистая тундра; 4 — дриадово-ивово-осоковая (*Carex lugens*, *Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, *Dryas punctata*) сухая пятнисто-полигональная тундра; 5 — мохово-ивово-дриадово-осоковая (*Carex lugens*, *Dryas integrifolia*, *Salix reptans*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*) влажная пятнистая тундра; 6 — мохово-ивово-осоковая (*Carex lugens*, *Salix pulchra*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*) влажная пятнистая тундра; 7 — ивово-осоково-сфагновое (*Sphagnum* sp. sp., *Carex stans*, *Salix pulchra*) болото; горизонтальная штриховка — приморская лагуна.

nitens) мелкопятнистыми или бугорковатыми тундрами. Широкие гривистые участки между ложбинами заняты лишайниково-травянистыми (*Oxytropis gorodkovii*, *Castilleja elegans*, *Deschampsia borealis*, *Parrya nudicaulis*, *Potentilla subvahliana*, *Cetraria cucullata*, *Thamnia vermicularis*, *Dactylina madriporiformis*) группировками.

Фитоценологически сходные полосы, чередуясь друг с другом в пространстве, в ряде случаев образуют отдельные блоки — совокупности полос, последовательно повторяющиеся в пространстве (анизоморфные альтернаты; по: Катенин, 1988). Однако повторяемость на местности таких сходных блоков невысока. Сходные между собой блоки чаще можно найти в весьма удаленных друг от друга горных долинах; на одном же широком шлейфе такой блок распадается на неупорядоченную последовательность полос (рис. 2).

Основной фактор, определяющий типологические различия в растительности полос на катенах открытого типа, — постоянные сильные ветры, дующие обычно перпендикулярно продольной оси шлейфа (для склонов, ориентированных на юг или юго-запад). Перераспределение снега по микро- и нанозкотопам шлейфов в зимнее время предопределяет существенные типологические различия в растительности полос, которые выражены более ярко, чем типологические различия растительности соседних полос в катенах закрытого типа, почти полностью укрытых снегом зимой и лучше увлажняемых весной и летом. Небольших варьирований мощности снежного покрова (12—15 см) на катенах открытого типа, вызываемых постоянными сильными ветрами, достаточно для формирования типологических различий в растительности на уровне классов ассоциаций или формаций.

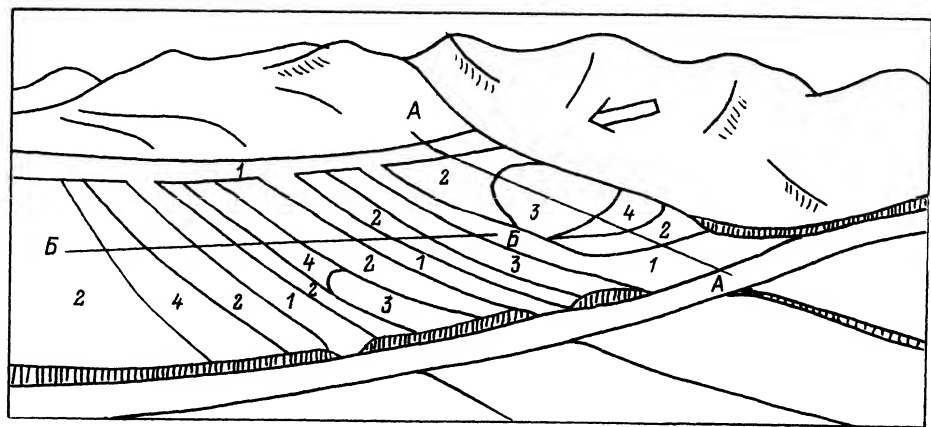


Рис. 3. Распределение элементов РП в секторах шлейфа при различной интенсивности проявления снежно-ветрового фактора.

А — продольный профиль сектора шлейфа со слабым проявлением ветровой деятельности; Б — поперечный профиль сектора шлейфа с интенсивным проявлением ветровой деятельности; 1 — мохово-лишайниковая тундра на участках с наиболее мощным снежным покровом; 2 — мохово-лишайниково-лишайниковая тундра на участках с относительно мощным снежным покровом; 3 — лишайниково-травянистая (*Deschampsia borealis*, *Roegneria villosa*, *Potentilla subvahlana*, *Dactylina madriporiformis*) тундра на участках со среднемощным снежным покровом; 4 — лишайниковая (*Cetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*) тундра на участках со среднемощным снежным покровом; стрелка — направление господствующих ветров.

Решающее значение снежно-ветрового фактора для формирования типов структур РП на катенах открытого типа хорошо иллюстрируется часто наблюдающейся в горных долинах ситуацией, когда в блоке, состоящем из трех-четырех полос, представлены соответственно три или четыре типологические разности, соответствующие соседним звеньям в абстрактном экологическом ряду заснеженности. Катенарная дифференциация в растительности, обычно проявляющаяся в направлении вдоль падения шлейфа (что можно наблюдать в более защищенных от ветров зонах того же шлейфа), здесь (в рассматриваемом блоке) под влиянием господствующего фактора среды отмечается в направлении пересечения шлейфа по диагонали или даже поперек его (рис. 3). Фрагмент абстрактного экологического ряда заснеженности приобретает в таких горных долинах необычное (по отношению к нормальному проявлению катенарной дифференциации) расположение в виде параллельных полос, вытянутых вдоль шлейфа.

Господство снежно-ветрового фактора приводит не только к ломке обычного для катен закрытого типа рисунка РП, но и к дискретизации покрова, которая выражается в наличии резких границ между элементами структур (сообществами и разреженными группировками), структурами различных рангов неоднородности (сочетаниями сообществ и группировок), а также между ячейками элементов структур, под которыми мы понимаем микрогруппировки и фрагменты пятнистых тундр, многократно повторяющиеся в пространстве.

На фоне более общего случая — катенарной дифференциации растительности, проявляющейся как изменение состава растительности в каждой части катены, характерной особенностью РП нижней части катены (шлейф) открытого типа является относительное постоянство флористического состава и состава растительности на всем ее протяжении. Вместе с тем проявление катенарной дифференциации в этой части катены заключается в изменении почвенно-грунтовых разностей в пространстве, в частности в постепенном измельчении субстрата — от щебня в верхней части шлейфа к легкому и среднему суглинку в нижней части. В условиях интенсивного обеснеживания грунта различные части шлейфа

подвергаются криотурбационной обработке, в результате чего возникают различные формы сортировки грунта. Это приводит к тому, что в пределах описываемой зоны катены один и тот же флористический материал вынужден осваивать различные формы структурных грунтов, что приводит к несовпадению границ между разностями растительности и почво-грунтов. Такое несовпадение можно назвать рассогласованием почвенно-растительных сопряженностей. Растительность в этой зоне как бы не успевает видоизменяться вслед за изменениями в пространстве форм сортировки грунтов; она замедляет частоту смен своего состава относительно смен форм грунтов. Такую зону мы называем зоной ретардации (от лат. *retardo* — замедлять, тормозить). Растительный покров в пределах этой зоны реагирует на изменения почвенно-грунтовых характеристик преимущественно путем изменения состава отдельных группировок в рамках общего для всей зоны набора видов.

Наряду с этим наблюдаются случаи, когда изменение характера грунтов сопровождается постоянными повторами сходных комбинаций видов на различных участках катены, изменением роли того или иного вида из числа доминирующих при сохранении общей флористической композиции. Так, на приморской равнине (транзитно-аккумулятивная позиция катены с уклоном $1-2^\circ$) в западной части острова большой участок щебнисто-суглинистой равнины характеризуется доминированием видов *Dryas punctata*, *Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, *Carex lugens*. На всем протяжении этого участка — зоны ретардации — флористический состав остается постоянным и происходит его «расслоение» в соответствии с микро- или нанозкотопическими различиями (литология субстрата, нанорельеф, характер сортировки грунтов). Дриада *Dryas punctata* на более щебнистых участках с заметно выраженными в рельефе пятнисто-полигональными отдельностями (плоские бугры до 25 см выс., с хорошо выраженной площадкой-платформой и скатом-бордюром) обычно занимает бордюры полигонов; на щебнисто-суглинистых участках без пятен-полигонов этот вид образует довольно большие ковры и осваивает несколько нанозкотопов, заходя в плоские ложбинки. Простратная ива *Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, которая на равнине с выраженными пятнами-полигонами «зажата» в узкие переходные полосы между платформой и бордюром полигона, на щебнисто-суглинистых участках без полигонов разрастается по субстрату, образуя куртины до 2.5 м в поперечнике (Полозова, 1990).

Для катен открытого типа по сравнению с катенами закрытого типа особенно характерна разорванность или перфорированность дернины, единая для всей тундровой растительности (Юрцев, 1991). Площадь, занимаемая при этом обнаженным субстратом (пятнами и полигонами), составляет в среднем 60—70%, а в ряде случаев (на особенно подверженных воздействию ветров участках) достигает 80—85% от площади структуры или какого-либо ее элемента. Наиболее часто встречающийся тип пятнообразования на таких катенах — полигонально-сетчатый, характерный для подзональных вариантов арктических тундр (Чернов, Матвеева, 1979). В зонах ретардации катен открытого типа на о-ве Врангеля формируются пятна 1.0—1.5 м в диам., отделенные друг от друга плотными, невысокими (7—10 см) кустарничково-моховыми валиками 25—60 см шир. Выше зоны ретардации — на верхнем шлейфе и в юмме (при увеличении увлажненности по мере приближения к месту залеживания снега) полигонально-сетчатый покров переходит в мелкопятнистую тундру, в которой пятна глубоко (до 35 см) утоплены в мощную осоково-кустарничково-моховую дернину. Ниже зоны ретардации — в припойменных частях рек и ручьев при увеличении степени заснеженности происходит разрыв полигонально-сетчатого покрова и его трансформация в скопления мелких куполообразных подушек (*Dryas integrifolia* или *Salix rotundifolia* + мхи).

Для всей зоны ретардации характерно исключительное однообразие состава растительности пятнисто-полигональных тундр. В пределах межпятенных дернистых отдельностей (приуроченных к наноложбинкам или формирующих

самостоятельные валики, возвышающиеся на 5—7 см над поверхностью пятна), окаймляющих два-три соседних пятна, выявляется весь флористический состав, характерный для зоны ретардации. При отсутствии дополнительного подтока влаги флористическое и структурное разнообразие таких тундр прослеживается на больших пространствах. В ряде случаев такому однообразию способствует наличие резкого обрыва нижних частей шлейфов к нижележащему эрозионному ущелью, что особенно характерно для внутриостровных цокольных равнин. Эрозионное ущелье дренирует нижнюю часть шлейфа, образуемого цокольной равниной, в результате чего условия увлажнения в пределах всего шлейфа оказываются одинаковыми. Результатом этого является почти полное сходство пятнистых тундр верхней и нижней частей такого шлейфа по флористическому составу, способу комбинирования видов в микрогруппировки, форме и размерам пятнистых отдельностей. На цокольных равнинах исчезает характерный для катен открытого типа полосчатый рисунок, образуемый элементами структур.

В ряде случаев транзитные позиции катен представлены ступенчатым склоном, являющимся результатом формирования нивационных (нагорных) террас. Катены, в которых нижние их части (шлейфы) «надстроены» ступенчатым склоном, мы называем катенами каскадного типа. На каждой ступени-террасе этих катен формируются своеобразные структуры РП, характер которых (выраженность границ, рисунок) на каждой ступени-террасе определяется описанным выше механизмом ветрозащитной функции нивального уступа: если вся ступень-площадка перед уступом оказывается в зоне снежно-ветровой тени, то на площадке формируется аналог катены закрытого типа с преимущественно континуальным РП; если нижняя краевая часть площадки выходит из зоны снежно-ветровой тени, то формируется аналог катены открытого типа с РП, характеризующимся ярко выраженной дискретностью.

Растительность нижних краевых частей террас разного уровня в таких каскадных катенах характеризуется высокой степенью сходства (явление, названное нами ранее экологической паузой катены; Холод, 1991). Этому способствуют постоянные и сильные ветры, обеснеживающий эффект которых нивелирует температурные различия на разных высотах (условие высотной поясности). Отсутствие признаков катенарной дифференциации обнаруживается также и в растительности тыловых приснежниковых частей террас разных уровней. Высотный ряд растительности, приуроченной к макрохионным энтопиям, характеризуется явлением инверсии — наличием на высоко расположенных террасах растительности, отражающей более мягкие климатические условия этих террас по сравнению с климатическими условиями нижних террас или шлейфа. Растительность тыловых частей высоко расположенных террас по своему характеру близка к растительности тыловых частей террас более южных районов, в частности тундр Чукотки (мощная, до 30 см, осоково (*C. lugens*)-моховая дернина, в которой площадь пятен грунта не превышает 5%; доминирование на некоторых участках *Carex stans* и видов рода *Sphagnum*, особенно характерное для нижних частей склонов северной экспозиции; Катенин, 1974).

Собственно явление катенарной дифференциации наблюдается при сравнении растительности средних частей террас в зоне образования мощных пятен-полигонов. На террасах, расположенных на разных высотных уровнях, возникает явление, противоположное вышеописанному для зоны ретардации (рассогласование почвенно-растительных сопряженностей), — освоение разными видами сходных микро- и наноэнтопий. Так, на верхних террасах в микрогруппировках бордюра полигонов доминирует *Salix phlebophylla*, на нижних уровнях этот энтопий осваивается видом *Dryas punctata*, в переувлажненных ложбинках между полигонами на верхних уровнях доминирует мезогигрофильное разнотравье: *Lagotis minor*, *Rumex arcticus*, *Saxifraga hirculus*, а на нижних уровнях ведущая роль в подобном энтопии (на породах кислого состава) переходит к кустарнику *Salix pulchra*.

РП внутри катен каскадного типа дифференцируется двумя основными путями, описанными выше. Однако если принять посылку о постоянности по интенсивности в течение длительного исторического времени работе снежников на о-ве Врангеля, приводящей к постоянному отступанию складок рельефа, то придется предположить, что основной путь дифференциации РП на каждой террасе и на нижележащем шлейфе связан с формированием катен открытого типа. Эволюция структур РП и типа сложения РП о-ва Врангеля тесно связана, таким образом, с общеландшафтным процессом — трансформацией катен закрытого типа в катены открытого типа.

Переход в геоисторическом времени к катенам открытого типа сопровождается усилением зависимости целого комплекса параметров структур от условий абiotической среды, и в первую очередь от периодических колебаний (флуктуаций) режимов среды. Время становления и продолжительность существования структур РП различных типов на о-ве Врангеля, по-видимому, соизмеримы с характерным временем периодов с различной заснеженностью. Такое предположение основано на данных об уменьшении заснеженности о-ва Врангеля в течение последних 40—50 лет (Скрыльник, 1976). РП катен открытого и закрытого типов, как это показано выше, формируется в условиях постоянных ветров различной интенсивности. Эти ветры, воздействуя на режим заснеженности, способствуют формированию характерного узора и состава элементов структур РП. В условиях постоянного и интенсивного перераспределения массы выпадающего снега сильными ветрами в более благоприятном положении с точки зрения стабильности многолетней нормы заснеженности (по отношению к катенам открытого типа) оказываются катены закрытого типа (достаточно высокая мощность снега в разные по снежности годы и в целом малая скорость ветра). Такая стабильность режима снегонакопления предопределяет возможности сохранения основных параметров структур РП (катены закрытого типа), перечисленных выше, — поясности, континуальности и др. Катены же открытого типа формируются в условиях резких колебаний значений снежно-ветрового фактора. Именно флуктуации этого фактора в геоисторическом времени играют в этих катенах значительно более существенную роль в формировании узора и типологического состава структур РП, чем длительный и стабильный режим малоснежья. При наличии периодических и сильных по амплитуде флуктуаций снегонакопления нужно было бы предположить, что они повлекут за собой распад структур РП как устойчивых во времени комбинаций элементов покрова. Однако этого не происходит, в силу того что в РП (на катенах открытого типа) существуют некоторые механизмы, позволяющие сохранять в течение многолетнего периода элементный состав и общую композицию структур при некотором варьировании порядка следования элементов в пространстве.

Такая постановка вопроса возможна при принятии посылки о существовании в РП структур, которые могут изменять уровень сложности и размеры своего ареала в ответ на флуктуации среды. В дальнейшем изложении мы исходим из предположения, что и уровень сложности, и ареал таких структур в условиях флуктуаций снежно-ветрового режима должны постоянно увеличиваться. Приспособительные механизмы структур высокого уровня сложности РП связаны с их способностью накапливать информацию обо всех имевших место на протяжении длительного времени достаточно сильных отклонениях характеристик режимов среды от средних многолетних. С таких позиций структуру РП можно рассматривать как управляющую систему, осуществляющую перевод вещества из одного состояния в другое и использующую этот перевод для своего существования (Ляпунов, Стебаев, 1964). Флуктуирующий внешний поток (многолетние колебания снежно-ветрового режима) определяет разнообразие состояний, которые может принимать управляющая система. Более того, управляющая система (структура РП) оказывается устойчивой только в том случае, если величина ее внешнего разнообразия (т. е. всех экстремальных значений параметров среды)

не превышает внутреннего разнообразия системы (закон необходимого разнообразия У. Эшби; цит. по: Ляпунов, Стебаев, 1964). Исходя из этих положений, можно предположить, что информация об изменениях режима среды не накапливается в одной структуре, а как бы растекается по пространству и накапливается в ряде прилежащих друг к другу структур, в целом образующих совокупность более высокого иерархического ранга. Это приводит к выводу о том, что управляющая система в РП на катенах открытого типа реализуется в довольно крупной (ранга макрофитоценохоры) структуре, состоящей из структур более низкого ранга неоднородности, каждая из которых отвечает одному какому-либо параметру среды (снежно-ветрового режима).

Существование в пространстве многообразия структурных вариантов РП, отвечающих всему многообразию режимов среды, позволяет при резких изменениях этих режимов и при последующем «потеснении» в покрове одного какого-либо элемента поставлять «строительный материал» для увеличения площади другого элемента. В качестве такого материала выступает вся совокупность типологических вариантов растительности, имеющих в структуре в виде ее элементов. Происходящее при флуктуациях параметров среды изменение типа сложения РП, состоящее в перераспределении удельного веса площади, занимаемой в РП той или иной структурой (или в структуре — тем или иным ее элементом), не выходит за пределы некоторого порогового значения среды, что позволяет РП сохранить состав его структур. Превышение порогового значения параметра среды повлечет за собой качественную смену типа сложения РП — выпадение из покрова одних и появление новых элементов (типологических категорий), новый способ компоновки этих элементов в пространстве.

В обоих случаях структурные изменения осуществляются на фоне слабых связей между ее элементами, что дает возможность в случае выпадения одного или нескольких элементов структур сохраниться другим (см. далее). Именно такому состоянию отвечает отмеченная выше дифференциация растительности площадок нагорных террас различных высотных уровней. Освоение разным набором видов сходных энтопиев, а также одним и тем же флористическим набором — разных энтопиев (явление рассогласования), прослеженное на каскаде террас и на шлейфах, свидетельствует об экотопической вариабельности видов, т. е. о возможности смены ими экотопа при колебаниях режима среды.

Характерными особенностями структур на катенах открытого типа являются многократные повторения в пространстве фитоценоотически сходных полос и в то же время неупорядоченная их компоновка в блоки (отсутствие модуля однотипности; Катенин, 1988), отмеченная выше. Блоки полос — это то среднее звено в системе разноранговых структур, которое, по-видимому, не обладает устойчивостью во времени. Свойство устойчивости как бы поляризуется в структуры РП, весьма удаленные друг от друга по признаку ранга неоднородности. На одном полюсе устойчивости оказываются элементы структур — сообщества, разреженные группировки и, кроме того, ячейки элементов структур (фрагменты пятнистых тундр), на другом — крупные по признаку уровня сложности структуры, охватывающие всю совокупность более мелких структур. Такие крупные структуры формируются обычно на блоке параллельных катен, разделенных в рельефе глубокими ложбинами. Эти структуры приурочены к горным поднятиям типа отдельных хребтов, крупных горных складок и соответствуют рангу макрофитоценохор.

Пятнистые тундры, один тип которых занимает наиболее обширную на катене зону ретардации, мы относим к категории слабых или однородных систем (Арманд, 1988). Такие системы характеризуются предельным ослаблением связей между ячейками элементов системы, позволяющим максимально снизить чувствительность к внешним воздействиям, а в случае выпадения какой-либо ячейки заменить ее однотипной из имеющегося большого резерва

таких ячеек (Арманд, 1988). Зона ретардации на катене с большим числом сходных ячеек — фрагментов пятнистых тундр (межпятенные переемы, содержащие весь набор видов зоны + пятно) представляет собой такой резерв возобновления подобных структур в других, в частности параллельных, катенах в случае резкого изменения природной обстановки (режим снегонакопления) на данной катене.

Становление крупных по признаку уровня сложности структур РП и возрастание их устойчивости по отношению к флуктуациям среды связаны с тем, что взаимодействия между растительностью и климатом, которые в низкоранговых структурах были внешними по отношению к этим структурам, при увеличении ранга структур становятся внутренними (Василевич, 1983). Структуры РП высокого ранга занимают довольно крупный ареал, в пределах которого возрастает фактор неслучайности флуктуаций климатических характеристик (режим снегонакопления, постоянство ветров одного направления) в отдельные климатические эпохи. Устойчивость структур РП к изменениям режима среды в катенах открытого типа определяется диаметрально противоположными стратегиями для структур разных рангов и уровней сложности: многократным дублированием информации (фитоценоотическими характеристиками, флористическим составом) на низовом уровне — уровне ячейки элемента структуры (фрагмент пятнистой тундры) и резким расширением ареала структуры (стремлением к индивидуализации) на более высоком уровне (компоновка серии параллельных катен в единый блок, охватывающий растительность макроформ рельефа). Менее устойчивыми оказываются промежуточные звенья РП — простые сочетания сообществ, в которых порядок топопоследовательности элементов и подбор типологически различных партнеров не являются устойчивыми и не отвечают всему многообразию переменных состояний среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 142 с. — Арманд А. Д. Самоорганизация и саморегулирование географических систем. М.: Наука, 1988. 264 с. — Боч С. Г. Снежники и снежная эрозия в северных частях Урала // Изв. ВГО. 1946. Т. 78. Вып. 2. С. 207—222. — Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137—331. — Джеррард А. Д. Почвы и формы рельефа. Л.: Недра, 1984. 208 с. — Катенин А. Е. Геоботанические исследования на Чукотке. 1. Растительность среднего течения реки Амгуэмы // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 11. С. 1583—1595. — Катенин А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186—197. — Коломыц Э. Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах. М.: Наука, 1987. 120 с. — Леонтьева Е. А. Основные черты климата острова Врангеля и Чукотского побережья // Тр. АНИИ. 1937. Т. 86. Вып. 5. С. 1—128. — Ляпунов А. А., Стебаев И. В. О биогеоценологическом уровне управления в рамках биосферы // Проблемы кибернетики. Новосибирск: Наука, 1964. Вып. 11. С. 147—151. — Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 120 с. — Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1700—1712. — Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — Скрыльник Г. Климат и рельеф острова Врангеля // Климатическая геоморфология Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 20—43. — Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 192 с. — Фридланд В. М. Структура почвенного покрова. М.: Мысль, 1972. 424 с. — Холод С. С. Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование 1988. Л.: Наука, 1988. С. 28—38. — Холод С. С. Фитокатены в растительном покрове горных территорий (на примере тундровой зоны Северо-Востока СССР) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 42—51. — Чайко А. В. Морфология и генезис нагорных террас в условиях криозоны. Новосибирск: Наука, 1988. 83 с. — Чернов Ю. И., Матвеев

ва Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 166—200. — Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 30—41.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 II 1992

SUMMARY

The vegetation cover of catenas of the closed type is characterized by the zonal distribution of its elements, and the indistinct borders between the latter, as well as by the appearance of belts only in the margins of the train and the correspondence of the vegetation types to the ground structure. The vegetation cover on catenas of the arctic type is characterized by the striated structure, the distinct borders between its elements and the lack of correspondence of the vegetation types to the ground structure. The evolution of a vegetation cover displays itself in two forms: (1) the increase of the area occupied by the arctic structures of landscapes, and (2) the redistribution of the area occupied by this or that element in the structure. So, the volume of the structure increases to the extent, when this structure contains all the set of elements corresponding to the whole variety of changeable conditions of the snow-wind regime, that is to the size of macrophytocoenochora.

УДК 581.55

© 1993

Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова

**АНАЛИЗ ФИТОГЕННЫХ ПОЛЕЙ ОДИНОЧНЫХ ДЕРЕВЬЕВ
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДА ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ¹**Yu. I. SAMOYLOV, T. N. TARKHOVA. THE ANALYSIS OF PHYTOGENIC FIELDS OF SOLITARY TREES
USING THE METHOD OF PRINCIPAL COMPONENTS

Рассматриваются закономерности распределения по площади фитогенного поля значений 1-й (идентифицированной как напряженность поля) и 2-й главных компонент. Охарактеризованы экологическая структура и пространственная организованность фитогенных полей.

Существование вокруг каждого растения фитогенного поля (Уранов, 1965) или «сферы средообразующего воздействия» (Работнов, 1984) — факт несомненный и подтвержденный многими публикациями. Вполне естественно, что изменение растением среды тем значительнее, чем крупнее это растение и чем продолжительнее его влияние. Поэтому особое внимание исследователей привлекают деревья как создатели сильного, длительно существующего фитогенного поля. Немаловажная с методической стороны особенность деревьев заключается в большой площади их поля воздействия, что позволяет изучить его пространственную дифференциацию и градиент напряженности, используя в качестве индикатора растительность нижних ярусов.

Некоторые свойства поля воздействия, априори охарактеризованные А. А. Урановым (1965), в частности резкая граница между внутренней и внешней его частями, описаны на примере разных видов деревьев (Ротшильд, 1960; Каплин, Кандалова, 1975; Самойлов, 1983; Самойлов, Доронина, 1986; Котов и др., 1988). Однако нередко естественные рубежи между зонами не выявляются чисто методически из-за предварительной разбивки непрерывного градиента фитогенного поля на дискретные кольца, которые описываются отдельно и характеризуются усредненными параметрами (Ротшильд, 1960; Соболев, 1963; Проскуряков, 1972; Lamont, 1985). В тех случаях, когда фитогенные поля изучаются с помощью радиальных трансект (Каплин, Кандалова, 1975; Демьянов, 1978, 1989; Самойлов, 1983; Котов и др., 1988), затруднена оценка распределения воздействия по площади. В результате выдвинутая Урановым гипотеза о мозаичном распределении напряженности в фитогенном поле получила только косвенное подтверждение (Заугольнова, Михайлова, 1978).

Этих недостатков можно избежать, если покрыть сетью площадок всю территорию фитогенного поля. Удобная методика анализа площадок, размещенных по двумерной схеме, разработана А. Б. Ястребовым (1989а) и используется в данной работе, задача которой — охарактеризовать и проанализировать особенности организации растительного покрова на площади фитогенных полей отдельно стоящих деревьев.

¹ Исследования финансировались по гранту Б-43-2 Министерства науки, высшей школы и технической политики России.

Для решения поставленной задачи мы применили метод факторного анализа (главных компонент). В литературе неоднократно отмечалось, что оси максимального варьирования чаще соответствуют комплексу экологических или ценоотических факторов (Ramirez Diaz et al., 1976; Миркин и др., 1978; и др.). Это затрудняет идентификацию осей, а если оси идентифицируются сравнительно просто, данные факторного анализа ненамного расширяют наши представления об объекте. При изучении фитогенных полей исследователь сталкивается как раз с тем случаем, когда растительность изменяется под влиянием комплексного фитоценоотического градиента — напряженности фитогенного поля, которая может быть разложена на экологические составляющие. В одном и том же направлении — от эдификатора к фону, т. е. по радиусам поля воздействия, параллельно изменяются увлажнение и физико-химические параметры почвы, освещенность, микроклиматические параметры, концентрация колинов. Линии регрессии разных факторов аппроксимируются разными функциями. Изменения могут быть плавными и скачкообразными, монотонными или с перегибами, однако интегральное воздействие убывает от центра к его периферии. Это подтверждено многочисленными эмпирическими данными и использовано при построении модели «экологического поля» (Wu et al., 1985). Исходя из сказанного, можно ожидать, что одна из осей максимального варьирования растительности в фитогенном поле — ось напряженности поля. Вероятнее всего, что этой осью окажется 1-я, обладающая наибольшим вкладом в общее варьирование (González-Bernáldez et al., 1969), хотя при слабом эдификаторе таковой может быть 2-я или 3-я ось (Ястребов, 1989а).

Наше исследование, проведенное по единой методике, охватывает серию объектов. Во всех случаях были выявлены одинаковые закономерности, поэтому в данной работе мы опишем результаты, которые получены на 4 объектах, при необходимости ссылаясь на другие.

Все объекты представляют собой участки пойменных лугов, включающие в себя подкروновое пространство одиночных деревьев и примыкающий луг. Объект 1 — луг в фитогенном поле дуба *Quercus robur* L., описанный на участках 16×16 (1а) и 4×12 м (1б). Объект 2 — участок луга 5×10 м в фитогенном поле липы *Tilia cordata* Mill. Объектом 3 послужили 2 участка (трансекты) 1.3×10 м, ориентированных по радиусам фитогенного поля дуба. Эти 3 объекта находятся в пойме среднего течения р. Луги (Лужский р-н Ленинградской обл.). Объект 4 — трансекта 1×14 м, расположенная по радиусу фитогенного поля березы *Betula pendula* Roth (пойма р. Белой, Бурзянский р-н, Башкортостан).

Приведем более подробные характеристики перечисленных объектов.

Первые 2 находятся на плоской гриве, вытянутой с востока на запад. Грива сложена песчаным аллювием и редко заливается, вследствие чего вне влияния деревьев сформировался луговой травостой суходольного типа с преобладанием белоуса *Nardus stricta* (проективное покрытие 25—50%) и участием других олиготрофов: *Festuca ovina*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Carex ericetorum*, *Hieracium pilosella*, *Viscaria vulgaris*, *Potentilla erecta*. Фитогенные поля растущих на этой гриве одиночных деревьев дуба и липы были объектами изучения.

1. Дуб высотой 15 м имеет диаметр кроны 14 м. К югу от ствола проекция кроны распространяется на пологий склон гривы. Межгривная ложбина глубиной 0.5—1.2 м к юго-востоку и юго-западу от дуба поросла густым березняком 10—15-летнего возраста, что сказалось на травяном покрове. Опущенно-полянны травостой с высоким обилием *Trifolium medium*, *Galium mollugo*, *G. boreale*, характерный для северных окраек березняка, под кроной дуба заходит на гриву, т. е. происходит смыкание полей влияния березняка и одиночного дуба, хотя их кроны разделены промежутком в 6—10 м. Это «постороннее» воздействие изменило пространственное строение фитогенного поля дуба, поэтому мы выполнили описание в двух вариантах. Во-первых, на участке 16×16 м (1а), примерно в центре которого находился ствол дуба, были описаны 64 примыкающие

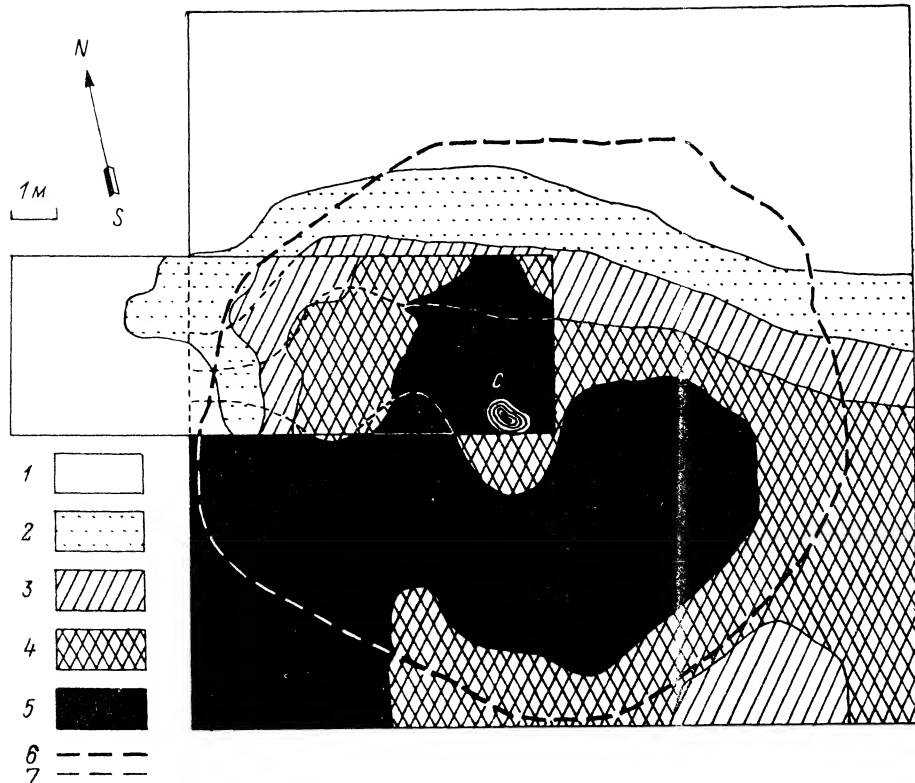


Рис. 1. Карта значений 1-й главной компоненты в фитогенном поле дуба на участках 1а и 1б (см. вставку).

1—5 — условные градации компоненты в порядке увеличения значений; 6 — границ. проекции кроны; 7 — изолинии компонент участка 1а на фоне участка 1б; С — ствол.

площадки по 2×2 м. Данный участок занимал всю внутреннюю область (под-кроновую) и часть внешней области фитогенного поля. Во-вторых, по сетке 0.5×0.5 м был описан прямоугольный участок 4×12 м (1б), который частично накладывался на первый (рис. 1), но располагался в той части фитогенного поля и прилегающего фонового луга, где менее всего сказывалось влияние соседнего березняка. В этом варианте описаны 192 площадки по 0.25 м^2 .

2. Одиночная липа высотой 12 м с низко (до 1.5—2 м) опущенной кроной диаметром до 6 м, растет на краю гривы, поэтому мы выбрали для описания участок плоской вершины гривы к западу и северу от ствола (рис. 3). На этом участке описано 200 площадок по 0.25 м^2 .

Характеристики фитогенных полей дуба 2 и березы дополняют информацию о радиальной структуре поля. Участок 3 с дубом расположен в регулярно заливаемой гривистой центральной пойме. Открытый луг на гриве значительно евтрофнее предыдущего: в его составе преобладают мезотрофные виды, среди которых много обильных: *Agrostis tenuis*, *Briza media*, *Festuca rubra*, *Centaurea jacea*, *Leontodon hispidus*, *Alchemilla monticola* (все с покрытием по 8—12%). Наряду с мезотрофами не менее обильны евтрофные: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*. В неглубоких межгривных ложбинах возрастает обилие луговой овсяницы, лисохвоста *Alopecurus pratensis* и щучки *Deschampsia cespitosa*, появляются *Heracleum sibiricum*, *Geranium pratense*. Дуб высотой 14 м

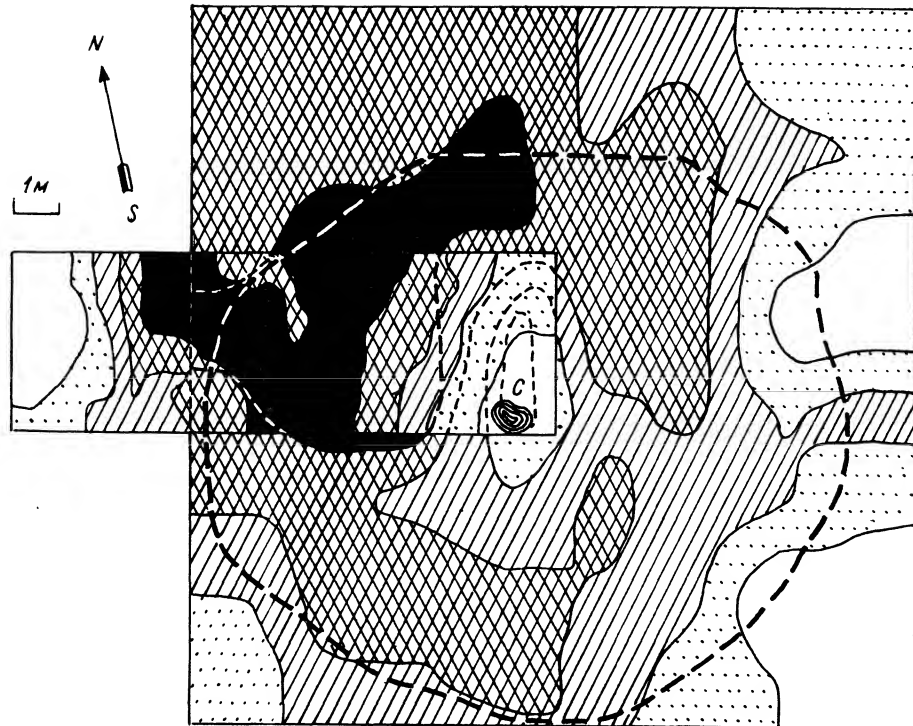


Рис. 2. Карта значений 2-й главной компоненты на участках 1а и 1б (см. вставку).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

имеет диаметр кроны 10—12 м. Трансекта 1 идет вдоль гривы от луга к основанию ствола с юго-запада на северо-восток, трансекта 2 — по ложбине, на 0.5—0.8 м ниже, с юга на север. Описания выполнены на примыкающих квадратных площадках по 0.1 м², по 116 (4 × 29) на каждой трансекте.

Участок 4 (фитогенное поле березы) находится на 2-й ступени центральной поймы р. Белой (Южный Урал), однако по составу луговой растительности его отличия от вышеописанных не очень велики: коэффициент сходства Сьеренсена участков 3 и 4 равен 0.63. Из злаков постоянны *Poa angustifolia*, *Agrostis gigantea* и *A. tenuis* (все с проективным покрытием 5—10%), среди разнотравья обильны *Fragaria viridis* (покрытие 25—40%), *Achillea millefolium*, *Pimpinella saxifraga* (оба вида — по 5—10%), реже — *Filipendula vulgaris*. В целом в луговой флоре преобладают виды свежих мезотрофных слабоостепненных лугов. Отдельно стоящая береза (одна из многих в этой пойме) при высоте 17 м обладает широкой (9—10 м в диам.) низко опущенной кроной. Описанная трансекта проложена по южному радиусу кроны и состоит из 126 прилегающих площадок по 0.1 м² (3 × 42).

Методика

Обработка материалов производилась по специализированной программе КАРТА (Ястребов; 1989а, 1991), включающей в себя анализ главных компонент по матрицам корреляций и ковариаций, определение значений компонент для каждой площадки с представлением этих значений в виде карт. Программа позволяет использовать разнообразные способы трансформации исходных данных, вычислять индикационные оценки по экологическим шкалам, выполнять дисперсионный и корреляционный анализы.

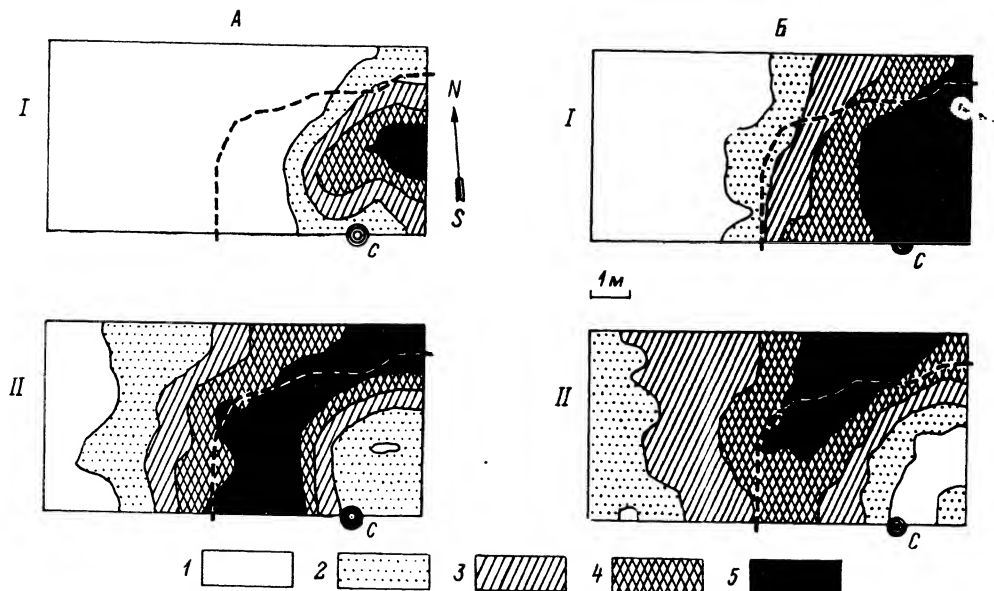


Рис. 3. Карты значений 1-й (I) и 2-й (II) главных компонент в фитогеномном поле липы (участок 2) при разных способах трансформации данных.

А — пространственное сглаживание; Б — пространственное сглаживание + пересчет относительных проективных покрытий по шкале господства. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Охарактеризуем те методические приемы, которые использованы в данной работе. В первую очередь это трансформация описаний, предшествующая расчету матрицы связей и выделению осей максимального варьирования. Следует отметить, что в большинстве случаев рассчитывалась матрица ковариаций, которые несколько лучше «работают» при нелинейных связях (Ястребов, 1991). Из видов трансформации применялись следующие: пространственное сглаживание, преобразование проективного покрытия и экологическая группировка.

Пространственное сглаживание (выравнивание), при котором характеристики каждой площадки заменяются средними, вычисленными из этой и 8 примыкающих площадок, аналогично скользящей средней для линейной последовательности — прием, соответствующий увеличению учетной площади без потери числа описаний. Сглаживание целесообразно применять при работе на мелких площадках (в нашем случае 0.25 и 0.1 м²), так как оно снижает случайную дисперсию и тем самым способствует более четкому выявлению закономерностей.

Трансформация проективных покрытий заключалась в переводе процентов относительного покрытия в баллы неравномерной шкалы, построенной на основе шкалы господства В. С. Ипатова (Ястребов, 1989а). Эта шкала «снижает» общий интервал значений за счет резкого увеличения покрытий ниже 5%. Данное преобразование уменьшает разницу между доминирующими и малообильными видами и в результате повышает информативность последних. Выделяемые в факторном пространстве группы сопряженных видов становятся более плотными.

О последнем способе преобразования — экологической группировке видов — следует сказать подробнее, поскольку он связан с интерпретацией результатов.

Одна из возможностей идентификации осей заключается в установлении связей между нагрузками на структурно-флористические компоненты (т. е. определенные по растительности) и значениями экологических факторов на тех же площадках (Василевич, 1972). Упрощенным вариантом этого метода может быть замена аналитически измеренных факторов их оценками, вычисленными по

экологическим шкалам. По сравнению с методом определения корреляций между нагрузками видов на оси и их балловыми оценками по шкалам (Маслов, 1985) этот способ предпочтительнее, так как средневзвешенные оценки факторов на площадках устойчивее и более независимы от ошибок и неточностей шкал в отношении отдельных видов. Мы использовали экологические таблицы Н. Ellenberg (1974) (3 шкалы), Е. Landolt (1977) (5 шкал) и Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) (2 шкалы). По шкалам Раменского амплитуды заменяли баллами, соответствующими серединам амплитуд. При расчетах баллы видов взвешивали трансформированными значениями проективного покрытия.

В отличие от описанного метода возможна идентификация главных компонент, которая основана на сравнении осей, выделенных по исходным описаниям, с осями, полученными после экологической группировки видов. Под экологической группировкой подразумевается объединение всех видов с одинаковым баллом по какой-либо из экологических шкал в единую группу, проективное покрытие которой равно сумме покрытий составляющих ее видов. Это делает описания очень компактными, поскольку весь видовой состав (20—30 видов на площадке) редуцируется до 3—5 групп, и придает четкий экологический смысл их положению в осях факторного пространства. Если группировка выполнена по шкале одного из факторов, определяющих оси главных компонент, то можно ожидать, что новые оси (или одна из них) будут иметь прямолинейную тесную корреляцию со значениями первоначальных компонент на площадках в пределах участка.

Результаты и обсуждение

Прежде всего рассмотрим характер изменения значений главных компонент на площади фитогенного поля. Представленные на картах (рис. 1—3) и графиках (рис. 4) результаты наглядно демонстрируют сходство этих изменений, их повторяемость. Значения 1-й компоненты на всех объектах монотонно убывают с увеличением расстояния от ствола. Значения 2-й компоненты имеют максимум вблизи проекции края кроны и минимумы в пристволовой зоне и на открытом лугу. На карте участка *1a* (16 × 16 м) (рис. 1, 2) закономерное изменение компонент выражено не так отчетливо, как в остальных случаях. Кольцевая структура фитогенного поля местами прерывается, хотя в среднем «поведение» 2 главных компонент сохраняет закономерный характер (рис. 4, А). Обратившись к описанию участка, приведенному выше, мы без труда найдем причину искажений. Травяной покров южной части участка, расположенной в понижении рельефа, испытывает совместное влияние дуба и близлежащего березняка, причем влияние последнего (затенением и опадом) сильнее в юго-восточном углу участка. В сочетании с недостаточной представленностью контрастного лугового фона к западу от кроны дуба это привело к тому, что значения 1-й компоненты в направлении юг—север изменяются сильнее, чем в направлении с востока на запад. На участке *1б* под тем же дубом связь значений 2 главных компонент с расстоянием от ствола просматривается гораздо яснее. Подтверждением этой связи могут служить результаты корреляционного анализа (табл. 1): квадрат корреляционного отношения значений 1-й компоненты на участке *1б* равен 0.960 (коэффициент корреляции —0.953), что соответствует уровню связи на остальных участках и намного превышает связь на участке *1a* ($\eta^2 = 0.355$, $r = -0.545$). Тем не менее значение коэффициента корреляции —0.545 достаточно высокое, и в пределах участка *1a*, несмотря на «шумы» (влияния рельефа и березняка), связь 1-й компоненты с расстоянием от ствола дуба остается прямолинейной. Отметим, что при ослаблении шумов за счет отсечения южной полосы участка шириной 6 м корреляция с расстоянием заново рассчитанной 1-й оси существенно возрастает ($\eta^2 = 0.600$, $r = -0.753$). На примере участка *1a* видно также, что для выявления концентрического поясного строения фитогенного поля даже при высоком

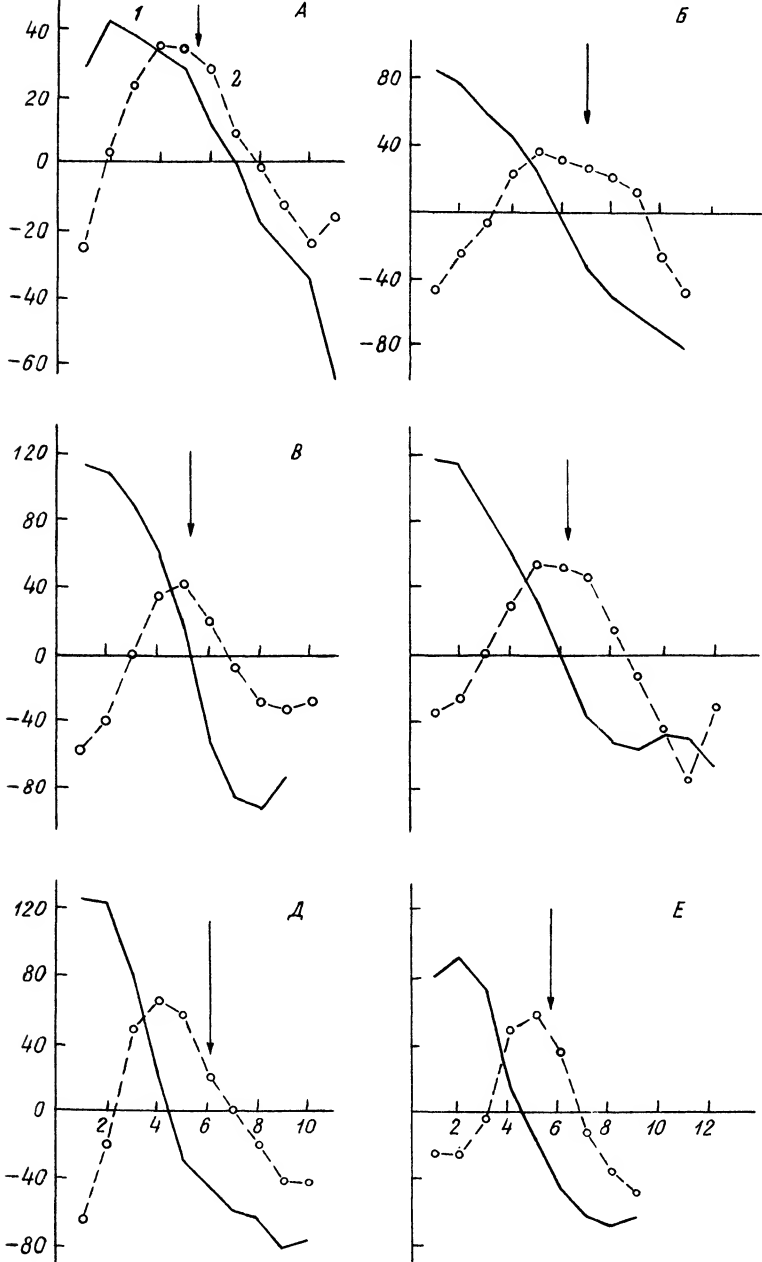


Рис. 4. Связь значений главных компонент с расстоянием от центра фитогенного поля.
 Участки: А — 1а, Б — 1б, В — 2, Г — 4, Д — 3 (трансекта 1), Е — 3 (трансекта 2). 1 — 1-я компонента, 2 — 2-я компонента. Стрелками отмечены границы крон. По осям абсцисс — расстояние, м; по осям ординат — значения компонент.

ТАБЛИЦА 1

Связь главных компонент с расстоянием от центра фитогенного поля деревьев

Объекты	Главные компоненты			
	1-я		2-я	
	η^2	r	η^2	r
1а. Дуб 1, площадки 4 м ² : участок 16×16 м	0.355	—0.545	0.321	—0.384
участок 10×16 м	0.600	—0.753	0.309	—0.299
1б. Дуб 1, площадки 0.25 м ²	0.960	—0.953	0.857	—0.100
2. Липа, площадки 0.25 м ²	0.866	—0.881	0.684	—0.072
3. Дуб 2, площадки 0.1 м ² : трансекта 1	0.983	—0.913	0.944	—0.253
трансекта 2	0.971	—0.936	0.932	—0.199
4. Береза, площадки 0.1 м ²	0.955	—0.925	0.971	—0.239

Примечание. Для описаний участка 1а в отличие от остальных пространственное сглаживание не применялось. Компонентный анализ проводился по матрице ковариаций.

градиенте требуется максимальная выравненность фона, трудно достижимая в реальных условиях.

Рассмотрим подробнее характер связи значений 2 главных компонент с расстоянием от ствола дерева.

Прежде всего привлекает внимание тот факт, что зависимость значений 1-й компоненты от расстояния может условно считаться прямолинейной только в пределах проекции кроны (во внутренней части фитогенного поля). За границей кроны угол наклона линии плавно уменьшается вплоть до нулевого. Очевидно, что на некотором расстоянии от ствола, примерно равном радиусу кроны, влияние дерева на растительность нижних ярусов значительно ослабевает, а затем исчезает полностью (точнее, опускается ниже порога чувствительности подчиненных ярусов). Соответствие представленных на рис. 4 линий регрессии 1-й компоненты в фитогенных полях ожидаемому изменению степени воздействия деревьев (Василевич, 1988) позволяет идентифицировать 1-ю главную компоненту как «напряженность фитогенного поля». Дополнительные доказательства в пользу такого вывода приведены далее, а пока будем исходить из того, что такая интерпретация наиболее правдоподобна.

Другая особенность кривых изменений значений 1-й компоненты — наличие вблизи ствола отрезка, где значения почти постоянны. Длина его (радиус) составляет от 1/3 до 1/2 радиуса кроны, и он выражен во всех случаях, когда анализируются фитогенные поля крупных деревьев. Это означает существование особой центральной зоны, контура, в пределах которого сформировался более или менее гомогенный покров, адекватный ценотическому воздействию дерева-эдификатора. Характерные черты травяного покрова центральной (пристволовой) зоны поля — низкая видовая насыщенность в сочетании с высоким индексом доминирования, преобладание евтрофных видов из числа широколиственных и верховых злаков (Самойлов, 1983). В результате появления центрального ядра линия регрессии значений 1-й компоненты приобретает S-образную форму.

Нетрудно представить, что центральная зона, наиболее полно воплощающая особенности средообразующего влияния дерева, формируется длительное время — несколько десятков лет. В фитогенных полях молодых деревьев из-за краткосрочности и сравнительной слабости воздействия существенные изменения подчиненных ярусов возникают сначала у самого ствола и далее быстро сходят на нет. На этой стадии вся площадь фитогенного поля представляет собой клинальную зону, которая впоследствии сдвигается к периферии внутренней области поля.

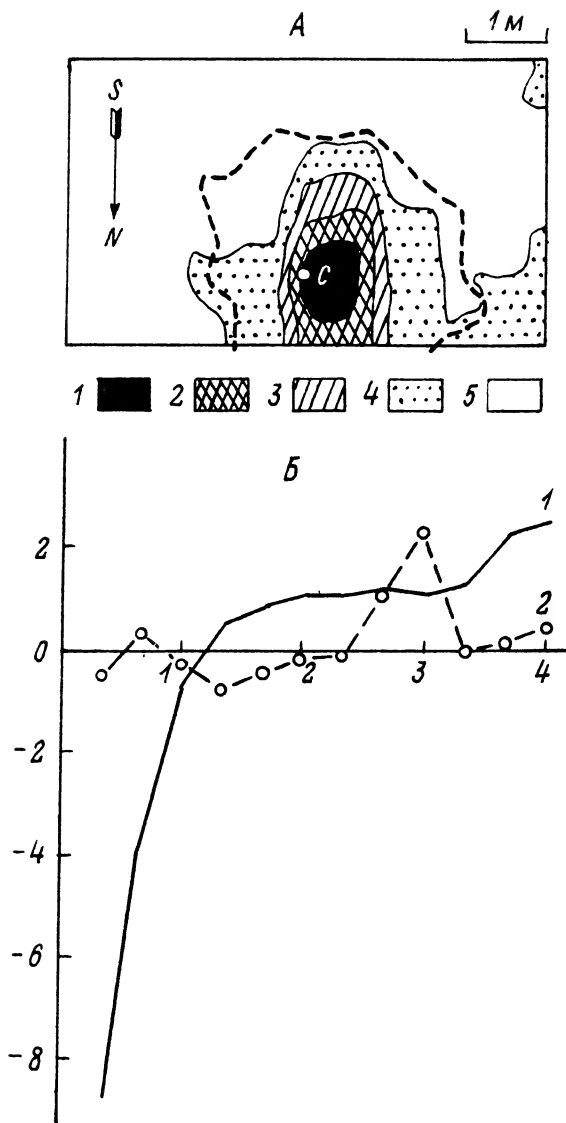


Рис. 5. Фитогенное поле сосны (участок 5).

А — карта значений 1-й главной компоненты; Б — связь значений 1-й (1) и 2-й (2) компонент с расстоянием от центра поля. По оси абсцисс — расстояние, м; по оси ординат — значения компонент. Для наглядности обозначения классов на карте даны в обратном порядке: 1 — минимальные, 5 — максимальные.

В качестве примера приведем кривые изменения первых 2 главных компонент в фитогенном поле 18-летней сосны *Pinus sylvestris* (рис. 5). Дерево расположено в пойме р. Луги на сухой гриве среди низкотравного замоховелого луга. Высота сосны 5 м, диаметр кроны около 3 м, живые ветви начинаются на высоте 0.5 м. Как показано на карте (рис. 5, А), описан участок 3.3×5.5 м (10×17 площадок по 0.1 м^2).

Результаты анализа главных компонент фитогенного поля сосны можно считать характерными для фитогенных полей в стадии формирования. Их отличают от рассмотренных ранее две особенности. Во-первых, значения 1-й компоненты ложатся на кривую, близкую к асимптотической (рис. 5, Б). По всей вероятности,

это не отражает закономерности изменения напряженности поля, а объясняется запаздыванием сукцессии подчиненных ярусов по отношению к нарастанию воздействия эдификатора. Во-вторых, отсутствует связь значений 2-й компоненты с расстоянием от ствола ($\eta^2 = 0.111$, $F < F_{0.05}$). Судя по карте, 2-я компонента связана здесь с рельефом участка.

В сформированных фитогенных полях, как уже упоминалось, максимальные значения 2-й компоненты четко приурочены к середине градиента напряженности поля, полосе наиболее резких ее изменений (рис. 4). На карте фитогенного поля липы (рис. 3) зона максимума хорошо просматривается в виде кольцевой структуры, расположенной вдоль границы проекции кроны.

При сопоставлении линий регрессии с расстоянием 2 первых главных компонент выявлена еще одна закономерность: во внешней области поля обе компоненты изменяются параллельно, и изменения прекращаются на одинаковом расстоянии от центра поля. Это позволяет считать данное расстояние предельным радиусом фитогенного поля. К сожалению, размеры не всех участков оказались достаточными для выявления внешней границы поля, но дополнительные материалы, имеющиеся в нашем распоряжении, подтверждают справедливость этого заключения.

Таким образом, 1-я и 2-я главные компоненты связаны с эдификаторным воздействием деревьев. Учитывая то, что были выбраны объекты с высоким градиентом напряженности поля, такой результат соответствует литературным данным. В частности, D. Goodall (1954) показал, что при достаточной протяженности экологического градиента 1-я главная компонента связана с краевыми видами, а 2-я с видами, занимающими середину градиента.

Чтобы оценить экологические градиенты фитогенных полей одиночных деревьев, рассмотрим сначала, как изменяются под влиянием деревьев состав и строение фоновой луговой растительности. Для общей характеристики можно воспользоваться результатами анализа главных компонент, выделив виды, имеющие наибольшие по абсолютному значению нагрузки на 1-ю компоненту. Эти виды представлены в табл. 2. Поскольку они занимают противоположные концы 1-й оси максимального варьирования (идентифицированной как ось напряженности поля), ясно, что одна группа включает в себя характерные виды фонового луга, другая — виды центрального ядра (приствольной зоны). Уже беглое сравнение обеих групп показывает, что экологический градиент значителен. Так, в луговой группе (с отрицательными нагрузками) преобладают олигомезотрофные мезофиты и ксеромезофиты, в центре поля большинство видов — евтрофные (и нитрофильные) эвмезофиты. Виды с наибольшими нагрузками на 2-ю ось занимают по экологическим характеристикам (чаще — по отношению к трофности почвы) промежуточное положение между этими группами. Это подтверждается их расположением в факторном пространстве 1-й и 2-й осей, выделенных после экологической группировки.

На рис. 6 виды сгруппированы по шкале содержания азота Ellenberg (1974). 2-ю компоненту здесь целиком определяет группа из 5 видов с баллом 6, умеренно нитрофильных по сравнению с пыреем ползучим (балл 8), которые сконцентрированы под кроной ближе к ее краю. Не вызывает сомнения то, что обе эти оси аналогичны осям, полученным по всему флористическому составу, коэффициенты корреляции равны 0.909 для 1-й оси ($\eta^2 = 0.833$) и 0.701 для 2-й оси. Следовательно, содержание азота — один из ведущих факторов, определяющих варьирование растительности в фитогенном поле липы.

Однако при компонентном анализе на уровне экологических групп не всегда так отчетливо выявляется экологическая «усредненность» 2-й компоненты. Группы, имеющие средние баллы, как правило, многовидовые (из 16—22 видов) и рассредоточены по градиенту фитогенного поля, вследствие чего их корреляция с напряженностью поля невысока. Играет роль и то, что распределение в

ТАБЛИЦА 2

Нагрузки видов на 1-ю главную компоненту

Виды	Фитогенные поля					
	дуба 1		липы (участок 2)	дуба 2 (участок 3)		березы (участок 4)
	участок 1а (сев. часть)	участок 1б		трансекта 1	трансекта 2	
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	— .408	— .104	— .233	— .107	— .035	—
<i>Leontodon hispidus</i> L.	— .302	— .155	— .213	— .174	—	—
<i>Achyrophorus maculatus</i> (L.) Scop.	— .421	— .196	— .207	— .218	—	—
<i>Trifolium montanum</i> L.	— .247	— .121	— .161	— .149	— .083	— .048
<i>T. pratense</i> L.	— .279	+ .051	—	— .007	— .001	— .119
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i> (L.) Schur	— .180	— .268	— .269	— .028	—	—
<i>Nardus stricta</i> L.	— .100	— .342	— .214	—	—	—
<i>Viscaria vulgaris</i> Bernh.	— .100	— .195	— .153	—	—	— .100
<i>Briza media</i> L.	— .104	— .100	— .214	— .202	— .060	—
<i>Alchemilla monticola</i> Opiz	— .029	+ .051	— .115	— .241	— .056	—
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	+ .022	+ .053	— .058	— .193	+ .058	— .240
<i>Convallaria majalis</i> L.	+ .082	— .073	— .088	— .183	— .302	—
<i>Prunella vulgaris</i> L.	—	—	— .147	— .118	— .002	— .218
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	—	+ .014	— .034	— .080	—	— .258
<i>Galium boreale</i> L.	+ .246	+ .200	— .079	— .076	— .166	—
<i>G. mollugo</i> L.	+ .202	+ .133	— .025	+ .085	— .035	+ .114
<i>Trifolium medium</i> L.	+ .173	+ .008	— .088	+ .058	+ .148	— .206
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+ .180	+ .176	+ .049	— .157	+ .166	—
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+ .039	+ .119	+ .225	—	+ .100	+ .110
<i>Phleum pratense</i> L.	+ .172	+ .281	— .011	— .041	— .003	+ .059
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	+ .088	+ .311	— .009	— .009	— .001	+ .063
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+ .158	+ .193	— .004	— .089	+ .081	+ .182
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+ .010	+ .174	+ .316	+ .338	+ .403	+ .123
<i>Glechoma hederacea</i> L.	—	—	+ .161	+ .080	+ .021	+ .212
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	—	—	—	+ .252	— .192	—
<i>Geum rivale</i> L.	—	—	—	— .118	+ .254	—
<i>Brachipodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	—	—	+ .024	—	—	+ .232
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	—	—	—	—	—	+ .246

Примечание. В табл. 2 включены виды, имеющие наиболее высокие нагрузки на 1-ю ось. Нули перед запятой опущены; прочерк означает отсутствие вида.

фитогенном поле части видов может определяться не тем фактором, по которому проводилась группировка.

Проанализируем степень связи с осями каждого фактора в отдельности. В табл. 3 приведены показатели связи (коэффициенты корреляции и корреляционные отношения) между значениями 1-й главной компоненты и экологическими индексами. Согласно данным табл. 3, подтверждается то, что 1-я компонента соответствует интенсивности воздействия деревьев, которая контролирует изменения всего набора эдафических факторов, в первую очередь трофности (обеспеченности азотом), увлажнения и кислотности. Коэффициенты корреляции очень высоки и (за небольшим исключением) мало отличаются от корреляционных отношений, т. е. преобладают прямолинейные связи.

Для выбора фактора, наиболее тесно связанного с напряженностью фитогенного поля, помимо значения коэффициента корреляции, при использовании экологических шкал важно учитывать градиент фактора. Оценки по шкалам не всегда точны: могут сказываться малое число stenotopных видов, региональные особенности экологии видов и т. п. Поэтому факторы с низкими градиентами вряд ли следует относить к числу ведущих, тем более что при прямых измерениях почвенных и микроклиматических характеристик в фитогенных полях, аналогичных описываемым, выявлены высокие отличия от фоновых значений (Самойлов, 1986).

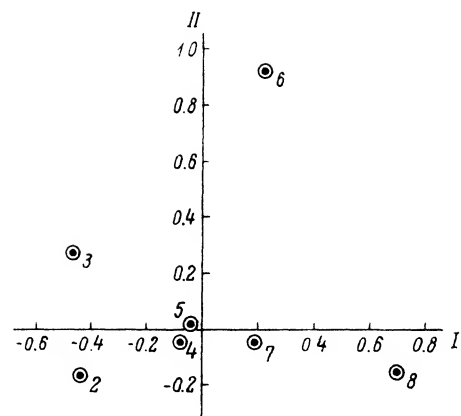


Рис. 6. Расположение экологических групп (шкала содержания азота Ellenberg) в пространстве 1-й и 2-й главных компонент (участок 2, фитогенное поле липы).

Цифры у точек — баллы групп по шкале азота. I — ось 1-й компоненты, II — ось 2-й компоненты.

Из факторов, включенных в табл. 3, максимальные градиенты имеет обеспеченность азотом (1.1—3.0 балла по Ellenberg) или трофность почвы (0.5—1.1 балла по Landolt и 2—3.5 по шкале Раменского). Характерно, что в пределах одного фитогенного поля эти градиенты пропорциональны дробности шкалы. Этот же фактор обнаруживает наиболее высокие

и прямолинейные связи с 1-й компонентой в фитогенных полях всех деревьев.

Увлажнение и кислотность почвы по степени связей довольно близки, но в отношении этих факторов проявляется зависимость от вида деревьев-эдикаторов и особенностей экотопа. В фитогенном поле березы увлажнение более тесно коррелирует с напряженностью поля, чем кислотность; липа, напротив, оказывает более сильное воздействие на кислотность. Влияние дуба 2 по-разному проявляется в относительно сухой (на гриве) и влажной частях фитогенного поля. Причины этого различны. На олиготрофном лугу с обилием ацидофильных трав легко разлагающийся, богатый кальцием опад липы значительно понижает кислотность почвы (градиент R по Ellenberg — 1.5), тогда как увеличение увлажнения под кроной невелико (соответствующий градиент — 0.4). В лесостепной пойме растительность сильнее реагирует на изменение микроклимата под кроной березы, где за счет уменьшения эвапотранспирации создается более высокий градиент увлажнения (0.7 по Ellenberg). По шкалам Раменского это единственный случай, когда в фитогенном поле трофность почвы уступает по значимости увлажнению.

На примере 2 дубов (объекты 16 и 3) видно, что средообразующее воздействие несколько различается в разных фоновых условиях. На олиготрофном сухом лугу (дуб 1) трофность, увлажнение и кислотность примерно в равной степени коррелируют с напряженностью поля. Корреляция кислотности слабее из-за более высокой внутригрупповой дисперсии, но градиент выше, чем градиент увлажнения (соответственно 1.1 и 0.7 по Ellenberg). На фоне мезофильного мезотрофного луга (участок 3, трансекта 1) влияние дуба сильно трансформирует трофность и кислотность почвы и слабее — увлажнение (соответствующие градиенты по Ellenberg — 3.0, 1.2 и 0.5). Шкалы Раменского подтверждают такое соотношение корреляций и градиентов трофности и увлажнения. Противоположный результат по шкалам Landolt — слабое изменение кислотности — расходится с данными почвенных анализов. Часть фитогенного поля того же дуба, приходящаяся на межгривную ложбину, занятую лисохвостным лугом, по условиям значительно меньше отличается от фона. Это заметно и по ослаблению коррелятивных связей с напряженностью поля (большинство из них криволинейные), и по снижению в 2—5 раз градиентов первых двух факторов. В условиях высокой трофности дубовый опад не дает существенного приращения элементов питания, а увеличение влажности компенсируется рельефом: дно ложбины плавно поднимается к стволу. Характерно, что здесь шкалы показывают некоторое увеличение кислотности в центре поля, но уменьшение ее у края кроны.

Нужно отметить, что неожиданно высокие градиенты (до 0.3—0.4 балла) обнаружились по шкалам гумусированности и механического состава (дисперс-

ТАБЛИЦА 3

Связь между значениями главных компонент и экологическими оценками учетных площадей в фитогенных полях деревьев

Объекты	Главные компоненты	Экологические шкалы									
		Ellenberg (1974)				Landolt (1977)					
		F	N	R	F	N ₁	R	H	D	У	Раменский с соавт. (1956)
16. Дуб 1	1-я	.927	.943	.829	.913	.951	.861	-.614	.229	.900	.947
	2-я	.881	.897	.769	.873	.915	.769	.408	.455	.860	.914
2. Липа	1-я	.155	.051	.396	-.103	.005	.189	.298	.768	-.137	.096
	2-я	.077	.043	.217	.052	.033	.102	.125	.590	.089	.038
3. Дуб 2: трансекта 1	1-я	.737	.862	.873	.691	.857	.865	-.919	-.863	.894	.971
	2-я	.569	.827	.788	.608	.746	.759	.892	.779	.883	.948
3. Дуб 2: трансекта 2	1-я	.044	-.114	-.221	-.180	.065	-.028	.136	.205	-.194	.004
	1-я	.221	.228	.341	.232	.252	.219	.332	.261	.215	.259
4. Береза	1-я	.585	.910	.876	.722	.856	.546	-.867	-.911	.686	.921
	1-я	.629	.888	.794	.750	.821	.564	.768	.835	.647	.888
4. Береза	1-я	.502	.525	-.438	.654	.812	-.410	-.921	-.737	.243	.575
	1-я	.373	.388	.256	.484	.742	.232	.919	.657	.303	.363
4. Береза	1-я	.916	.930	.814	.742	.934	.687	.507	.161	.841	.704
	1-я	.872	.903	.689	.658	.909	.505	.445	.182	.729	.591

Примечание. В числителе помещены коэффициенты корреляции (r), в знаменателе — квадрат корреляционных отношений (r^2); нули перед запятой опущены. Экологические шкалы: F, У — увлажнение, N — содержание азота, N₁ — трофность почвы, R — реакция (кислотность), H — гумусированность, D — механический состав почвы, БЗ — богатство—засоление. Анализ главных компонент и расчеты экологических оценок производились после трансформации данных (пространственное сглаживание, перевод относительных покрытий в шкалу господства).

ности) почвы (Landolt, 1977). Конечно, изменения механического состава в действительности не происходит, но к центру фитогенного поля снижается задержанность почвы, улучшается ее аэрация. Снижение плотности почвы для растительности аналогично повышению доли песчаных фракций, что и отражают оценки по шкале. Градиент дисперсности минимален на песчаной гриве (дуб 1), где, как свидетельствует прямолинейная связь со 2-й компонентой, наименьшее задержание приурочено к краю подкрановой зоны. Сложнее объяснить падение гумусированности от луга к центру поля. Почвенные анализы показывают обратное: ближе к центру содержание органического вещества увеличивается (Самойлов, 1986). Причина несоответствия в том, что шкала Landolt имеет очень грубые градации — от песков без органики до торфов. Подавляющее большинство луговых видов имеет балл 3, а несколько видов, обильных в приствольной зоне (*Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*), — балл 2. Это и снижает средний индекс.

Мы остановились на этом случае, чтобы продемонстрировать неправомочность использования шкал с низкой разрешающей способностью для оценки слабых изменений среды. Точно так же шкала континентальности не применима для оценки микроклимата в фитогенном поле дерева. Иногда получаются результаты, допускающие разумное толкование (см., например, Ястребов, 1989б), но это, скорее, исключение, чем правило. Достаточно появиться 2—3 видам, чтобы изменить знак градиента и исказить реальную картину. Вместо смягченного микроклимата под кроной по шкалам он может оказаться более «континентальным» по сравнению с микроклиматом луга.

Итак, в фитогенных полях деревьев значения 1-й главной компоненты тесно скоррелированы с комплексом экологических факторов, степень изменения которых, как показывают аналитические данные (González-Bernáldez et al., 1969; Lamont, 1985; Ovalle, Avendano, 1988; Самойлов, 1986), зависит от интенсивности воздействия дерева. Это подтверждает идентификацию 1-й оси как оси напряженности средообразующего воздействия.

В то же время такой вывод не означает, что напряженность фитогенного поля изменяется в пространстве по той же функции, что и значения 1-й компоненты. Одна из причин возможного расхождения линий регрессии заключается, как упоминалось ранее, в инерционности растительного покрова, и потому она сильнее сказывается на ранних этапах онтогенеза деревьев. Сходная картина наблюдается при дигрессии поля в период старения или отмирания деревьев. Так, травяной покров вокруг одиночной липы, описанный нами через 5 лет после гибели дерева, сохранял радиально-поясную мозаичность и экологические особенности, которые сформировались в фитогенном поле. С другой стороны, и в период стабилизации воздействия происходят не зависящие от эдификатора флуктуации подчиненной растительности, особенно у границы кроны, где напряженность поля ослаблена.

Определенная степень независимости состояния покрова от интенсивности воздействия эдификатора является отражением того, что он контролирует лишь часть варьирования растительности. По нашим данным, полученным по методике Ипатова—Котова (Котов, 1982, 1983), воздействие одиночных дубов и лип определяет 35—46% общего варьирования.

Результаты компонентного анализа подтверждают сильное ценотическое влияние деревьев. Прямая оценка степени этого влияния по величине вклада в суммарную дисперсию осей первых главных компонент неправомерна, но следует учесть, что этот вклад характеризует мозаичность растительности, в частности ее контрастность (Маслов, 1990). В нашем случае наиболее контрастные элементы мозаики занимают противоположные концы ряда фон—центр поля, т. е. их расположение упорядочено. Это имеет принципиальное значение.

Мы имеем основание говорить о полях воздействия растений, если ценотическое воздействие, как и физические поля, определенным образом организует, регулирует, упорядочивает пространственное расположение элементов — подчи-

ненных растений. Пространственная упорядоченность, скоррелированная с вектором напряженности фитогенного поля, может служить мерой организованности подчиненной растительности. Чем сильнее эдификаторное воздействие, тем выше контрастность и упорядоченность мозаики в радиальном направлении и соответственно больше вклад 1-й оси в общее варьирование. Сильная мозаичность внутри поясов (кольцевых зон) фитогенного поля свидетельствует о более низкой организованности (если не установлена ее связь с варьированием напряженности) и снижает вклад 1-й оси.

Это иллюстрируют данные табл. 4. На общем фоне высоких значений вклада 1-й оси отчетливо выступает влияние внутризональной мозаичности. Сужение участка ограничивает его неоднородность в направлении, перпендикулярном вектору напряженности, тем самым увеличивая долю дисперсии, определяемую влиянием дерева. Особенно показателен в этом отношении участок 5 в слабом фитогенном поле сосны, где на радиальных полосах, вычлененных из площади, вклад 1-й оси увеличился почти вдвое. Выделив относительно свободную от внешних влияний северную часть фитогенного поля дуба (участок 1а), мы получили существенное приращение вклада 1-й оси.

Данные закономерности выступают еще яснее, если использовать показатель пространственной организованности, предложенный А. А. Масловым (1983, 1986). Маслов исходит из положения, что при минимальной организованности (виды распределены по площади независимо друг от друга) доли дисперсии, приходящиеся на каждую ось, одинаковы (Иберла, 1980) и равны $1/S$, где S — число видов. Отсюда показателем организованности может быть величина $O_n = D_1 \cdot S$ (D_1 — вклад 1-й оси).

ТАБЛИЦА 4

Вклад главных компонент в общую дисперсию растительности

Объекты	Главные компоненты				Показатель организован- ности
	1-я		2-я		
	cov	когг	cov	когг	
1а. Дуб 1: участок 16×16 м участок 10×16 м (N)	.287 .265	.193 .315	.106 .132	.103 .219	8.9 14.2
1б. Дуб 1: участок 4×12 м А) участок 2×12 м (N) Б) участок 2×12 м (S)	.473	.306 .333 .399	.130	.146 .158 .153	16.8 18.0 21.9
2. Липа: участок 5×10 м А) участок 2×10 м (N) Б) участок 2×10 м (S)	.494	.386 .445 .420	.112	.128 .162 .148	24.3 26.7 26.1
3. Дуб 2: трансекта 1 трансекта 2	.487 .422	.377 .275	.153 .143	.154 .146	28.7 19.1
4. Береза, трансекта 1×14 м	.359	.286	.122	.106	19.1
5. Сосна: участок 3.3×5.5 м А) участок 1.3×3.7 м (O—W) Б) участок 3.3×1.3 м (S—N)	.263	.218 .396 .382	.171	.186 .163 .189	7.8 13.8 11.4

Примечание. Результаты компонентного анализа: cov — по ковариационной, когг — по корреляционной матрицам. Трансформация проективных покрытий, как в табл. 3.

Показатель O_n позволяет сравнивать участки с разным числом видов при условии, что размеры учетных площадок одинаковы. Применительно к нашим материалам необходимо, чтобы соблюдался один и тот же способ трансформации данных. Обоим условиям отвечают объекты 16 и 2, а также 3—5. В первом случае, несомненно, сильно организующее влияние эдификаторов — дуба и липы, нивелирующее внутреннюю мозаичность кольцевых зон: при дроблении участков на 2 радиальных O_n почти не изменяется. Участки 3—5 образуют ряд, соответствующий эдификаторной силе деревьев. Высший показатель ($O_n = 28.7$) дает фитогенное поле дуба 2 (трансекта 1), низший — фитогенное поле сосны ($O_n = 13.8$ и 11.4). Береза, по этим данным, уступает дубу, что согласуется с результатами экологического анализа. Градиенты ведущих факторов среды в фитогенном поле дуба на гриве (трансекта 1) выше, но в ложбине (трансекта 2) близки к градиентам под березой.

Итак, изучение фитогенных полей с помощью компонентного анализа позволяет заключить, что воздействие одиночных деревьев на подчиненные ярусы формирует хорошо отграниченную от фоновой растительности фитоценотическую систему — коном, по определению В. С. Ипатова (1971). Структура конома организована градиентом напряженности ценотического воздействия, и в случае сильных эдификаторов радиальная мозаичность нижних ярусов значительно более контрастна, чем внутрипоясная. Степень контрастности между зонами конома и фоновой растительности по видовому составу, строению и экологическим характеристикам может быть достаточно высокой, чтобы рассматривать растительность каждой зоны как фрагмент отдельного фитоценоза. Поскольку образование и взаимное расположение этих фрагментов обусловлены воздействием одного элемента-эдификатора, кономы, безусловно, являются централизованными системами, но вряд ли можно считать их фрагментами фитоценозов, как предлагает Б. Н. Норин (1991). Вероятно, точнее было бы говорить о централизованном комплексе фрагментов или радиально-клинальном фитоценозе. В то же время молодые кономы и кономы слабых эдификаторов (например, кустарниковых ив) имеют простую структуру (Ястребов, 1989б) и вполне вписываются в схему организации растительного покрова, разработанную Нориным (1991).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В. И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 7—83. — Василевич В. И. Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Популяционные проблемы в биогеоценологии: VI Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. М.: Наука, 1988. С. 59—82. — Демьянов В. А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1302—1308. — Демьянов В. А. Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1309—1316. — Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля у некоторых плотнoderновинных злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 79—89. — Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с. — Ипатов В. С. Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 55 с. — Каплин В. Г., Кандалова Г. Т. О горизонтальной структуре злаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаульников Восточных Каракумов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 4. С. 570—578. — Котов С. Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—240. — Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48. — Котов С. Ф., Багрикова Н. А., Балшихина О. О. Особенности фитогенного поля сосны обыкновенной и факторы перестройки структуры травяного покрова в сосновых лесах Горного Крыма // Изучение экосистем Крыма в природоохранном аспекте. Киев: Изд-во УМК ВО, 1988. С. 14—19. — Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 1. Выделение осей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 6. С. 73—79. — Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 2.

Идентификация осей экологическими факторами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 4. С. 107—117. — Маслов А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Бурицева Е. А. Факторный анализ в фитоценологии. II. Сравнение влияния ведущих факторов // Биол. науки. 1978. № 4. С. 136—143. — Норин Б. Н. Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 525—536. — Проскуряков М. А. Особенности формирования травостоя в ельниках Заилийского Алатау // Лесоведение. 1972. № 3. С. 60—70. — Работнов Т. А. О конкуренции между растениями в растительных сообществах // Бюл. МОИП. 1984. Т. 89. Вып. 5. С. 82—93. — Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — Ротшильд Е. В. Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающая под влиянием деревьев и кустарников // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 12. С. 1750—1770. — Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034. — Самойлов Ю. И. Характеристика воздействия одиночных деревьев дуба (*Quercus robur* L.) на травяной покров луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 112—125. — Самойлов Ю. И., Дороница Ю. А. К вопросу о разграничении зон фитогенного поля дуба черешчатого // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1986. С. 48—56. — Соболев Л. Н. Особенности распределения растительности и почв в парковидных ельниках Тянь-Шаня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 3. С. 82—97. — Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.: Наука, 1965. С. 251—254. — Ястребов А. Б. Влияние ив на травянистый покров луга // Бот. журн. 1989а. Т. 74. № 4. С. 476—486. — Ястребов А. Б. Формирование ивами пространственной структуры травянистого покрова // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 5. С. 627—637. — Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 200 с. — Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze, 1974. 97 S. (Scr. geobot. Bd 9). — González-Bernáldez F., Morey M., Velasco F. Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid) // Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. biol. 1969. Vol. 67. N 3-4. P. 265—284. — Goodall D. W. Objective methods for the classification of vegetation III. An essay in the use of factor analysis // Austral. J. Bot. 1954. Vol. 2. N 3. P. 304—324. — Lamont B. Gradient and zonal analysis of understorey suppression by *Eucalyptus wandoo* // Vegetatio. 1985. Vol. 63. N 2. P. 49—66. — Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zürich, 1977. 208 S. (Veröff. Geobot. Inst. ETH. H. 64). — Ovalle C., Avendano J. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn au Chili. II. Influence de l'arbre sur quelques éléments du milieu: microclimat et sol // Acta oecol. Oecol. plant. 1988. Vol. 9. N 2. P. 113—134. — Ramirez-Diaz L., Garcia Novo F., Merino J. On the ecological interpretation of principal components in factor analysis // Oecol. Plant. 1976. Vol. 11. N 2. P. 121—137. — Wu H. I., Sharpe P. J. H., Walker J., Penridge L. K. Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants // Ecol. Modell. 1985. Vol. 29. N 1/4. P. 215—243.

Биологический институт

С.-Петербургского государственного университета

Получено 7 XII 1992

SUMMARY

The fields of influence of solitary oak-trees, lime-trees, birch-trees and pines have been investigated in a river flood-plain on rectangular plots and radial transects. The first axis of the principal components was identified as the intensity of a tree influence. The dependence of the values of the first axis on the distance from the trunk is close to asymptotic in young phytogenic fields and is close to logistic curve in mature phytogenic fields. There is a close linear correlation between the first axis and the ecological estimate of moistening, trophic level and soil acidity. The spatial organization of strong edifiers in the fields of influence is very high and so they can be regarded as the centralized complex of phytocoenose fragments.

УДК 581.55

© 1993

А. Б. Ястребов, Н. В. Лычаная

**ИССЛЕДОВАНИЕ ФИТОГЕННЫХ ПОЛЕЙ ДЕРЕВЬЕВ
В ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКАХ¹**A. B. YASTREBOV, N. V. LYCHANAYA. THE STUDY OF PHYTOGENIC FIELDS OF TREES IN THE
LICHEN-MOSS PINE FORESTS

Изучено влияние отдельных деревьев и пар деревьев на напочвенный покров лишайниково-зеленомошных сосняков в Лужском р-не Ленинградской обл. и Суоярвском р-не Карелии. Показано, что сила влияния деревьев увеличивается при увеличении размеров влияющего дерева и при приближении к нему. Различные виды травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов по-разному реагируют на воздействие деревьев. Характер воздействия деревьев в Ленинградской обл. и в Карелии сходен, однако в более жестких условиях Карелии их влияние более сильное. При наложении фитогенных полей деревьев воздействие может усиливаться, если их порциальные влияния слабы, либо ослабляться, если они сильны, но во всех случаях будет совпадать по направлению с воздействием одиночных деревьев.

В отечественной фитоценологии большое внимание уделяется взаимодействиям между растениями, которые образуют функциональную структуру сообщества (Ипатов, 1970; Василевич, 1983; Норин, 1987, 1991). В последнее время все больше распространяется мнение о том, что взаимодействие растений осуществляется за счет перекрытия их фитогенных полей (Василевич, 1983, 1988; Норин, 1987, 1991), т. е. тех частей пространства, где растения изменили среду настолько, что смогли вызвать ответную реакцию других растений (Уранов, 1965). Перекрытие зон влияния деревьев часто используется при исследовании и моделировании их конкурентных взаимоотношений (Bella, 1971; Arney, 1974; Daniels, 1976; Martin, 1982; Daniels et al., 1986). Однако само по себе взаимодействие полей влияния, или фитогенных полей, практически никогда не изучалось. Фитогенные поля исследуются, как правило, для одиночных деревьев или кустов, расположенных на открытом пространстве, так что легко может быть найден градиент поля — от сильного влияния около ствола до полного отсутствия влияния на достаточном удалении (Arnold, 1964; Левичев, 1975; Демьянов, 1977, 1978, 1980, 1982; Санникова, 1979; Самойлов, 1983, 1986; Ястребов, 1989). На основании этих исследований получена достаточно ясная картина изменения напряженности поля при удалении от ствола. Сложнее дело обстоит в лесу, где фитогенные поля отдельных деревьев перекрываются, формируя значительно более сложное для изучения ценогенное поле (Норин, 1987, 1991). В. А. Демьянов (1989, 1992) недавно предпринял попытку анализа ценогенного поля, избрав для этого группу рядом расположенных деревьев. Он не получил фактически никаких новых результатов по сравнению с теми, которые уже были получены при исследовании полей одиночных деревьев, поскольку анализируемые деревья располагались близко друг к другу и рассматривались как единое образование. Появления же

¹ Публикация по гранту Б-43-2 Министерства науки, высшей школы и технической политики России.

новых эффектов можно ожидать, когда особи, образующие ценогенное поле, пространственно разнесены, а разные зоны их фитогенных полей накладываются друг на друга, как это и происходит в лесу.

Изучением совместного поля деревьев в лесу занимались гораздо реже. При этом, как правило, использовались различные индексы воздействия древостоя на подчиненные ярусы. Наиболее часто применяются индексы, либо суммирующие влияние ближайших деревьев, либо отражающие влияние одного дерева, наиболее близко находящегося от изучаемой точки (Лашинский, 1975; Санникова, 1979; Котов, 1982, 1983). Сила влияния обычно полагается так или иначе пропорциональной размерам дерева и обратно пропорциональной расстоянию до него (Лашинский, 1975; Санникова, 1979; Котов, 1982, 1983; Маслов, 1989). С. Ф. Котов (1982) предложил систему индексов, где числитель представляет собой диаметр дерева, возведенный в некоторую степень, а знаменатель — некоторую степень расстояния до него. А. А. Маслов (1989), используя эту систему индексов, пришел к выводу, что в разных условиях наиболее адекватными оказываются разные индексы из этой системы. Несколько другой подход предложили Л. Д. Фаликов (1976), а вслед за ним А. С. Казанцева (1979). Они считают, что зона влияния дерева может быть представлена кругом, описанным вокруг ствола, с радиусом, прямо пропорциональным диаметру дерева. Напряженность поля при этом зависит от того, сколько зон влияния перекрываются в данной точке. Следует отметить, что использование как метода Котова, так и метода Фаликова не позволяет выяснить, как напряженность поля зависит от расстояния до ствола дерева и от его размеров, поскольку эта зависимость в обоих методах задается заранее: в методе Котова это — гиперболическое убывание с удалением от ствола, в методе Фаликова — отсутствие изменений при удалении от ствола внутри зоны влияния и полное отсутствие поля вне ее. «К сожалению, мы пока не знаем теоретической формы этой зависимости» (Василевич, 1988 : 65), поэтому в обоих методах оценка силы влияния дается лишь в грубом приближении. Далее, в обоих методах взаимодействие фитогенных полей полагается аддитивным, т. е. общая напряженность поля определяется как сумма напряженностей полей отдельных деревьев. Однако совокупное влияние может отличаться от суммы влияний отдельных особей благодаря эффекту коллектива (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1980, 1986; Норин, 1987, 1991).

По сути дела единственной работой, где проводилось исследование именно взаимодействия фитогенных полей деревьев, остается работа Маслова (1986). Анализируя характеристики напочвенного покрова на трансектах, расположенных между соседними деревьями, он достаточно убедительно показал существование кумулятивного эффекта взаимовлияния фитогенных полей деревьев при касании их крон, однако полученные им данные не позволяют судить о степени аддитивности взаимодействия полей.

Таким образом, в настоящее время открытыми остаются вопросы как о форме кривой зависимости напряженности фитогенного поля от расстояния до ствола воздействующего дерева и его диаметра, так и о том, что происходит при интерференции фитогенных полей: является ли их взаимодействие аддитивным или при их наложении возникают новые эффекты. Нами начаты исследования в лишайниково-зеленомошных сосняках, которые, как нам кажется, помогут решить эти вопросы. Настоящая статья является первой в серии публикаций на эту тему. В ней дается характеристика воздействия деревьев сосны на напочвенный покров и приводятся результаты предварительного анализа интерференции фитогенных полей. Более тонкий анализ этого явления будет опубликован позднее.

Материал собирался в двух районах — в Лужском р-не Ленинградской обл., в 5 км к западу от д. Муравейно, в июне 1991 г. и в Суоярвском р-не Карелии, в 25 км к западу от пос. Поросозеро, в июле 1991 г. В дальнейшем мы будем ссылаться на эти районы сокращенно: на Ленинградскую обл. — ЛО и Карелию —

К. Методика сбора материала была одинаковой в обоих районах. Она заключалась в том, что в напочвенном покрове закладывались трансекты, проходящие либо от дерева в сторону прогалины (одиночные трансекты), либо от ствола одного дерева до ствола другого (парные трансекты). В обоих случаях трансекты закладывались так, чтобы вокруг не было деревьев, влияние которых на напочвенный покров могло бы быть значительным, т. е. исследуемые деревья всегда оказывались ближайшими к любой точке трансекты. В зависимости от диаметров влияющих деревьев и расстояния между ними трансекты в полевых условиях классифицировались на разные категории. Всего было 5 категорий одиночных трансект в зависимости от диаметра влияющего дерева (7, 10, 13, 16 и 19 ± 1.5 см), 18 категорий парных трансект в зависимости от всевозможных комбинаций диаметров влияющих деревьев (7, 10 и 13 ± 1.5 см) и расстояний между ними (1, 2 и 3 ± 0.5 м). Трансекты всех категорий закладывались по возможности в равных экологических условиях — в сосняках 30—50-летнего возраста с доминированием в мохово-лишайниковом ярусе зеленых мхов и кустистых лишайников (характеристика напочвенного покрова приведена далее). Поскольку мохово-лишайниковый ярус в таких сосняках отличается весьма развитой мозаичностью (Ипатов, Тархова, 1983), мы попытались выполнить различные варианты трансект с максимальной повторностью: каждая категория одиночных трансект была выполнена в 100-кратной повторности, а парных — в 50-кратной. При такой высокой повторяемости мы смогли определить только самые простые характеристики напочвенного покрова в каждой конкретной точке. Мы просто записывали вид растений, доминирующий в травяно-кустарничковом ярусе (либо отсутствие яруса), и вид, доминирующий в мохово-лишайниковом ярусе (либо отсутствие его) на площадке 8×8 см, центр которой располагался в интересующей нас точке. На одиночных трансектах эти точки следовали через 10 см друг от друга, начиная от ствола, на протяжении 3 м (всего 30 точек). Для парных трансект расстояние между точками строго не фиксировалось, поскольку расстояние между влияющими деревьями, а следовательно, и длина трансекты варьировали. Точки располагались равномерно между деревьями. Их количество определялось длиной трансекты и было равно 10, 20 или 30 при расстоянии между стволами 1, 2 и $3 (\pm 0.5)$ м соответственно. Данные по каждой категории трансект объединялись, для каждой категории подсчитывалась встречаемость всех видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов (в роли доминантов) для каждой площадки на трансекте. В дальнейшем мы пользовались только этим показателем (для краткости будем называть его просто встречаемостью). Таким образом, нами была определена встречаемость для всех категорий парных и одиночных трансект.

Всего было встречено: в ЛО — 13 видов мохово-лишайникового и 13 видов травяно-кустарничкового ярусов, в К — 12 видов мохово-лишайникового и 8 видов травяно-кустарничкового ярусов. Большинство видов — очень редкие, поэтому все виды, средняя встречаемость которых не достигала 3%, были объединены нами в две категории — «все другие виды мохово-лишайникового яруса» и «все другие виды травяно-кустарничкового яруса». Оставшиеся виды с помощью критерия хи-квадрат проверялись на достоверность изменений встречаемости в зависимости от разного влияния деревьев. Оказалось, что деревья достоверно влияют на все виды обоих ярусов, а также на категории «отсутствие яруса» и «все другие виды». Далее была предпринята попытка выявить виды с синхронно изменяющейся под воздействием древостоя встречаемостью. Для этого с помощью критерия хи-квадрат для каждой пары видов одного яруса была проверена нулевая гипотеза о том, что виды данной пары встречаются всюду в одном и том же соотношении. В К все виды реагировали на влияние древостоя по-разному. В ЛО *Melampyrum sylvaticum* L. реагировал так же, как и категория «все другие виды травяно-кустарничкового яруса», поэтому был объединен с нею. В мохо-

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость видов, используемых для анализа

Виды	Встречаемость, %	
	ЛО	К
Травяно-кустарничковый ярус		
Отсутствие яруса	55.7	26.3
<i>Calluna vulgaris</i> L.	13.7	30.6
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	25.3	39.6
Все другие виды	5.3	3.5
Мохово-лишайниковый ярус		
Отсутствие яруса	11.2	5.3
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	34.8	—
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	40.1	37.1
<i>Cladina rangiferina</i> (L.) Harm	—	33.8
<i>C. arbuscula</i> (Wallr.) Halle et W. Culb	—	20.4
Все другие виды	13.9	3.4

во-лишайниковом ярусе ЛО не отличимыми друг от друга по своей реакции на воздействие деревьев оказались *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и категория «все другие виды», поэтому оба вида лишайников были присоединены к этой категории. В результате селекции для анализа в К и ЛО были выбраны виды и сборные категории, перечисленные в табл. 1.

Рассмотрим влияние одиночных деревьев сосны разного диаметра на напочвенный покров. Для этого используем данные по одиночным трансектам. Теснота связи и уровень достоверности для зависимостей встречаемости основных видов от расстояния до ствола влияющего дерева приведены в табл. 2. Далее подробно рассматривается характер этих зависимостей.

В травяно-кустарничковом ярусе в обоих районах обильны только 2 вида — вереск *Calluna vulgaris* и брусника *Vaccinium vitis-idaea*. В К встречаемость вереска падает при приближении к стволу, а также при увеличении размеров

ТАБЛИЦА 2

Квадраты корреляционных отношений для зависимостей встречаемости некоторых видов от величины расстояния до влияющего дерева

Вид	Район	Диаметр влияющего дерева, см				
		7	10	13	16	19
Травяно-кустарничковый ярус						
<i>Calluna vulgaris</i>	К	0.741*	0.898*	0.863*	0.884*	0.933*
	ЛО	0.613	0.430	0.657*	0.818*	0.510
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	К	0.819*	0.811*	0.821*	0.842*	0.817*
	ЛО	0.466	0.561	0.556	0.678*	0.500
Мохово-лишайниковый ярус						
<i>Cladina arbuscula</i>	К	0.640*	0.841*	0.750*	0.803*	0.904*
<i>Pleurozium schreberi</i>	К	0.378	0.606	0.893*	0.889*	0.955*
	ЛО	0.423	0.477	0.903*	0.967*	0.954*
<i>Dicranum polysetum</i>	ЛО	0.321	0.622*	0.907*	0.965*	0.957*
Отсутствие яруса	К	0.388	0.778*	0.948*	0.938*	0.971*
	ЛО	0.795*	0.873*	0.921*	0.760*	0.559*

Примечание. * Значение достоверно на 1%-м уровне значимости.

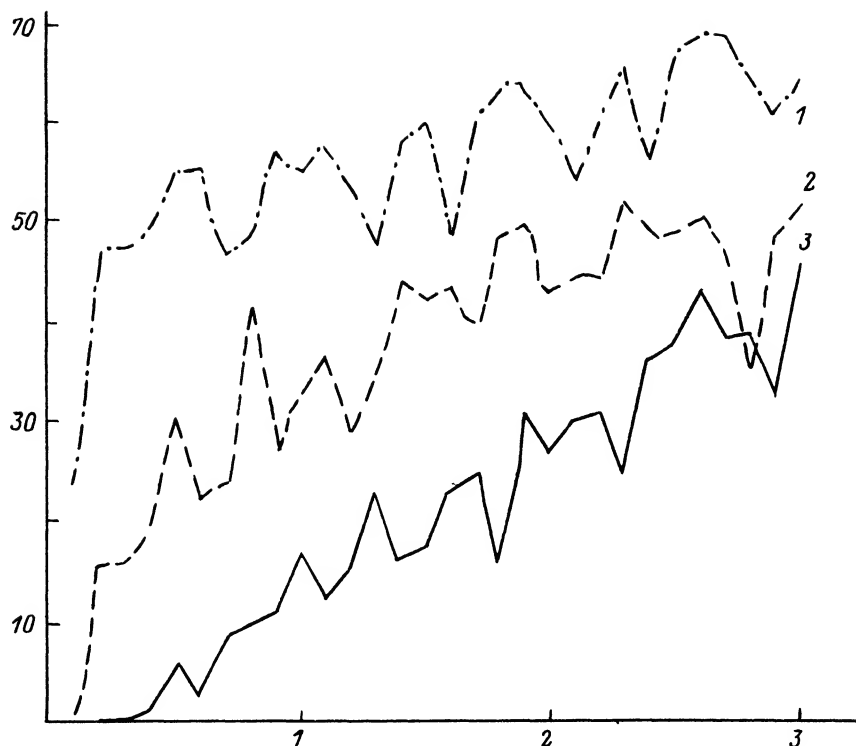


Рис. 1. Изменения встречаемости *Calluna vulgaris* в К в зависимости от диаметра влияющего дерева и расстояния до него.

По оси абсцисс — расстояние до ствола, м; по оси ординат — встречаемость, %. Зависимость для деревьев диаметром, см: 1 — 7, 2 — 13, 3 — 19.

влияющего дерева (рис. 1). Брусника демонстрирует обратный тренд: ее встречаемость увеличивается при увеличении диаметра влияющего дерева и при уменьшении расстояния до его ствола (рис. 2). Такое поведение видов травяно-кустарничкового яруса связано с различиями их экологии и, по-видимому, главным образом с различиями в их отношении к свету. Вереск отрицательно реагирует даже на небольшое затенение (Горчаковский, 1962; Hester, 1987), брусника же, наоборот, при затенении интенсифицирует вегетативное размножение (Ненюхин, Гагарина, 1973). Кроме того, корни вереска располагаются глубже корней брусники (Кирикова, 1983), поэтому он должен сильнее реагировать на конкуренцию со стороны корневых систем сосен, брусника же должна реагировать на их конкуренцию слабее. Например, в опытах В. С. Ипатова и Л. А. Кириковой (1991) брусника практически не реагировала на снятие корневой конкуренции ели. Мы не можем ответить на вопрос, являются ли реакции вереска и брусники на воздействие деревьев независимыми друг от друга либо один из видов занимает места, где обилие другого вида снижено. Судя по исследованиям, проводимым в верещатниках, брусника занимает подчиненное положение и просто заполняет свободные от вереска места (Barclay-Estrup, Gimingham, 1969; Gimingham, 1978). Так или иначе, но при усилении воздействия деревьев роль вереска в травяно-кустарничковом ярусе падает, роль же брусники возрастает. Этот результат согласуется с данными об уменьшении обилия вереска и увеличении обилия брусники в процессе формирования сосновых лесов при увеличении эдификаторной роли сосны (Белоногова, 1974; Brakenhielm, Persson, 1980). Закономерности изменений встречаемости вереска и брусники в

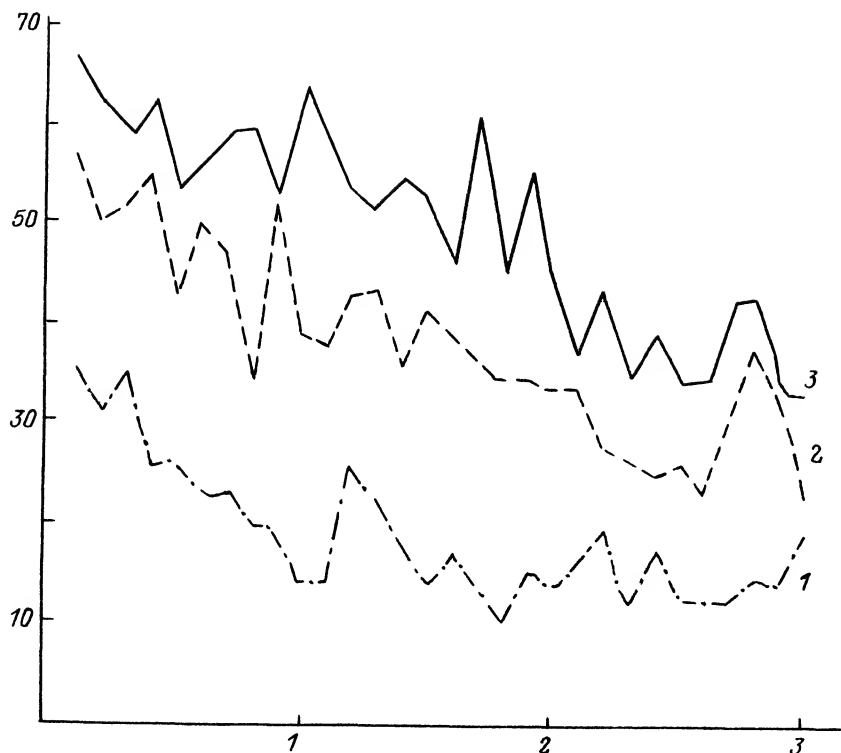


Рис. 2. Изменения встречаемости *Vaccinium vitis-idaea* в К в зависимости от диаметра влияющего дерева и расстояния до него.

Обозначения здесь и на рис. 3—7 те же, что на рис. 1.

ЛО такие же, как и в К, но выражены гораздо слабее, что приводит к более низким значениям тесноты связи встречаемости этих видов и расстояния до ствола влияющего дерева (табл. 2).

Более сложная ситуация складывается в мохово-лишайниковом ярусе. При увеличении диаметра влияющего дерева и уменьшении расстояния до него встречаемость лишайников этого яруса, увеличивается (результат для К представлен на рис. 3, для ЛО наблюдаются те же закономерности, но выражены они слабее). Это означает, что древостой оказывает на мохово-лишайниковый ярус в целом отрицательное влияние. Поскольку это влияние независимо от размеров влияющего дерева не распространяется дальше, чем на 1 м от ствола (рис. 3), его логично объяснить не затенением, влияние которого распространяется гораздо дальше (рис. 1, 2), а перехватом кронами осадков и угнетающим воздействием опада. Можно было бы предположить влияние корневой конкуренции деревьев, но, судя по литературным данным, растения мохово-лишайникового яруса, получая минеральное питание и воду за счет абсорбции, не восприимчивы к корневой конкуренции (Тамм, 1964; Ахимова, 1975). Более того, снятие корневой конкуренции древостоя обычно приводит к угнетению мохово-лишайникового яруса (Карпов, 1958; Ипатов, Кирикова, 1991), вероятно, из-за отрицательного воздействия разрастающихся при этом растений травянокустарничкового яруса (Карпов, 1958; Банникова, 1962).

Соотношение видов в мохово-лишайниковом ярусе меняется в К и ЛО по-разному, поэтому рассмотрим эти районы отдельно. В К при приближении к стволу влияющего дерева и при увеличении его диаметра наблюдается уменьшение встречаемости лишайников. Результат для *Cladina arbuscula* приведен на

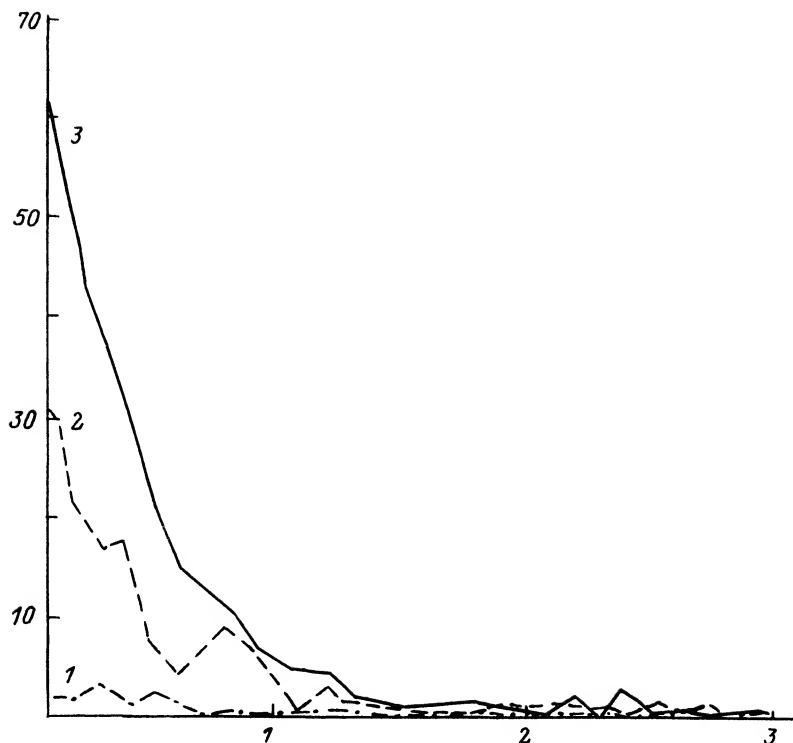


Рис. 3. Изменения встречаемости категории «отсутствие мохово-лишайникового яруса» в К в зависимости от диаметра влияющего дерева и расстояния до него.

рис. 4. Заметим, что в ЛО все виды лишайников оказались в категории «все другие виды», где их доля составила 56%. В ЛО закономерности встречаемости этой категории оказались такими же, что и в К для *S. arbuscula*, но несколько менее выраженными, так что характер изменения встречаемости лишайников в обоих районах сходен. Уменьшение встречаемости лишайников под воздействием деревьев объясняется их светолюбием (Ипатов, Тархова, 1983; Ипатов, Кирикова 1984). По-другому изменяется обилие зеленых мхов, которые представлены в К одним видом — *Pleurozium schreberi* (рис. 5). В непосредственной близости от ствола наблюдается резкое уменьшение его встречаемости, что, видимо, связано с ухудшением условий произрастания мохово-лишайникового яруса в целом вблизи стволов деревьев (см. выше). Далее 80 см от ствола встречаемость *P. schreberi* практически не меняется (рис. 5), зато прослеживается четкая зависимость встречаемости этого вида от диаметра влияющего дерева: чем крупнее дерево, тем больше встречаемость *P. schreberi*. Это, безусловно, является следствием угнетающего воздействия солнечной радиации на этот мох в местах незначительно затененных древостоем (Ипатов, Тархова, 1983; Ипатов, Кирикова, 1984), т. е. вокруг сосен малого диаметра.

По-другому складываются отношения зеленых мхов в ЛО, где наряду с *Pleurozium schreberi* обилен также и *Dicranum polysetum* (табл. 1). Здесь *D. polysetum* ведет себя так же, как и *P. schreberi* в К (рис. 6; ср. с рис. 5). По нашему мнению, *D. polysetum*, будучи более влаголюбивым видом (Арискина, 1962; Аболин, 1974), не может быть обильным в К, где годовая норма осадков 490 мм по сравнению с 600 мм в ЛО. В мохово-лишайниковом покрове ЛО он играет ту же роль, что и *P. schreberi* в К. *P. schreberi*, будучи более теневыносливым и менее влаголюбивым (Арискина, 1962; Аболин, 1974), заполняет пространства,

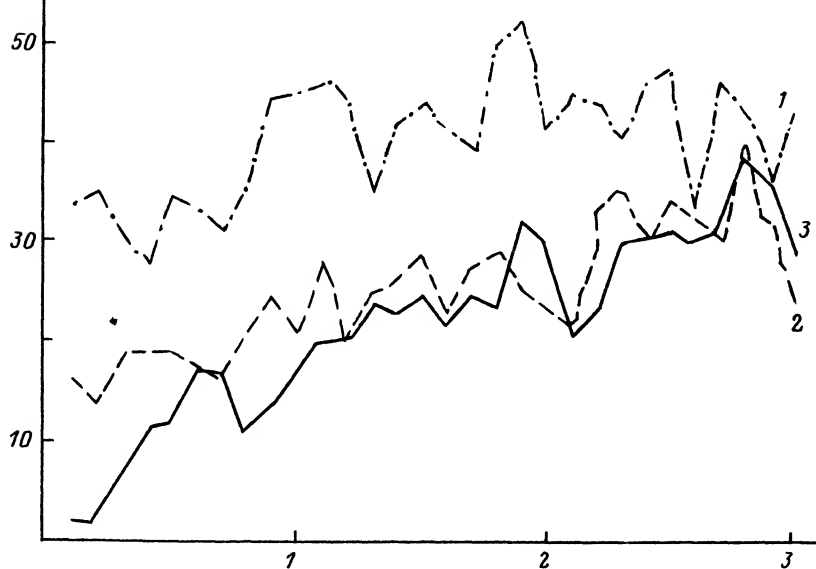


Рис. 4. Изменения встречаемости *Cladina arbuscula* в К в зависимости от диаметра влияющего дерева и расстояния до него.

свободные от *D. polysetum*, поэтому его встречаемость максимальна около стволов деревьев (рис. 7). Такую же закономерность в расположении различных мхов выявил Маслов (1986). Следует также отметить, что с увеличением размеров влияющего дерева обилие обоих мхов возрастает (рис. 6, 7), что является следствием тенелюбия зеленых мхов вообще (Ипатов, Тархова, 1983; Ипатов, Кирикова, 1984).

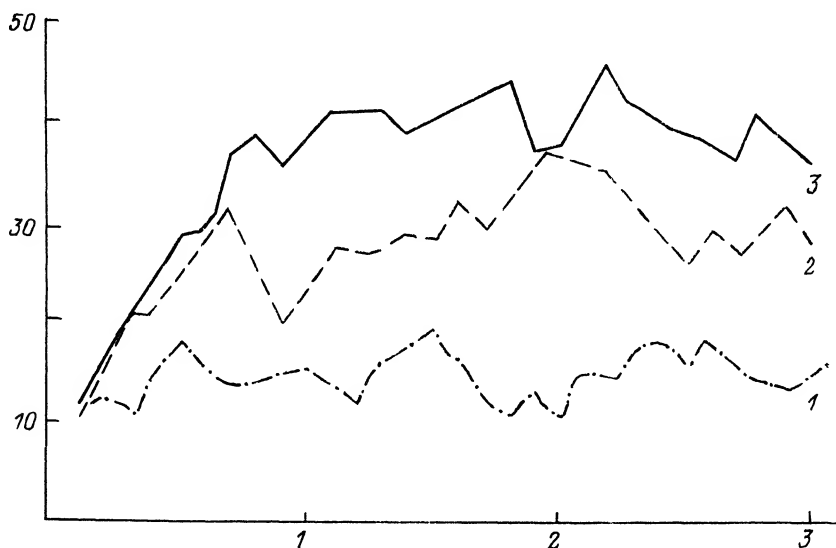


Рис. 5. Изменения встречаемости *Pleurozium schreberi* в К в зависимости от диаметра влияющего дерева и расстояния до него.

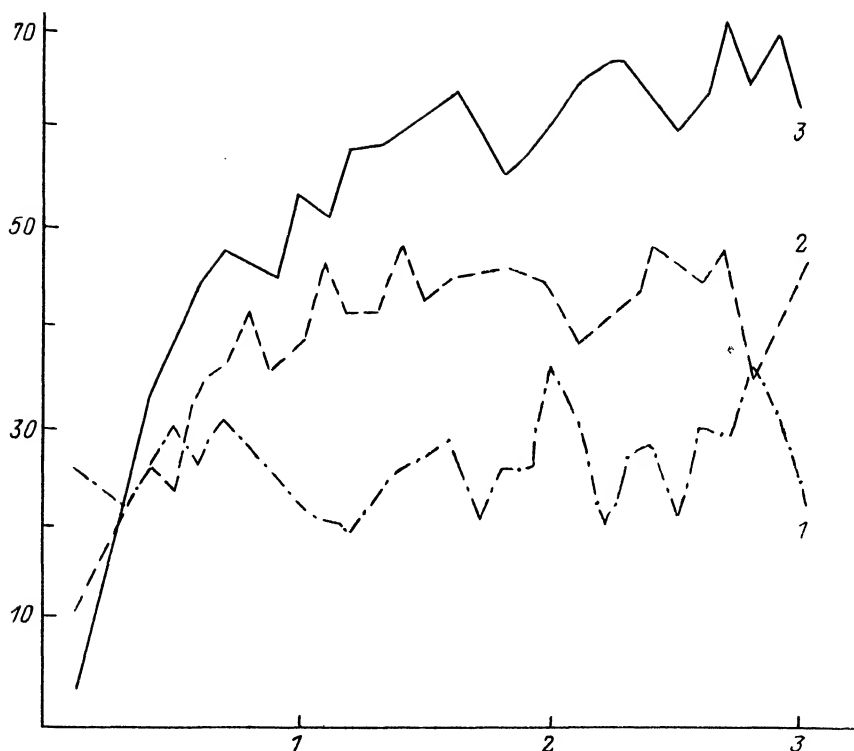


Рис. 6. Изменения встречаемости *Dicranum polysetum* в ЛО в зависимости от диаметра влияющего дерева и расстояния до него.

Теперь проанализируем общие тенденции в изменениях встречаемости различных видов в фитогенном поле сосны. Во-первых, достаточно очевидно, что сила влияния деревьев возрастает при приближении к стволу дерева и с увеличением его диаметра (рис. 1—7). При этом градиент изменения силы влияния при больших размерах влияющего дерева становится круче (рис. 1—7), а теснота связей признаков растительности с расстоянием от ствола увеличивается (табл. 2). Во-вторых, изменения, происходящие в напочвенном покрове при одном и том же влиянии деревьев, в К оказываются более сильными, чем в ЛО (табл. 2). Это можно объяснить более суровыми климатическими условиями: К располагается на 4° по широте севернее ЛО, в результате чего там ниже освещенность; норма осадков в К на 110 мм меньше, чем в ЛО; продолжительность безморозного периода в К в среднем 105 дней, а в ЛО — 127; сумма положительных температур в К и ЛО равна 1275 и 1750° соответственно. Вероятно, в более суровых экологических условиях даже небольшое воздействие древостоя способно вызвать достаточно сильную реакцию подчиненных ярусов.

Перейдем к рассмотрению совместного влияния пар деревьев. Для этого сравним изменения, происходящие под воздействием пары деревьев и одиночного дерева. Для упрощения анализа будем рассматривать весь напочвенный покров в целом. Состояние растительности, находящейся под воздействием определенной пары деревьев, можно представить как точку в евклидовом пространстве с числом осей, равным числу всех видов, где по каждой оси отложены встречаемости видов. Такое представление весьма продуктивно при фитоценологических исследованиях (Василевич, 1969; Orłoci, 1978; Ястребов, 1991). Расстояние между точками в этом пространстве можно использовать как меру различия между

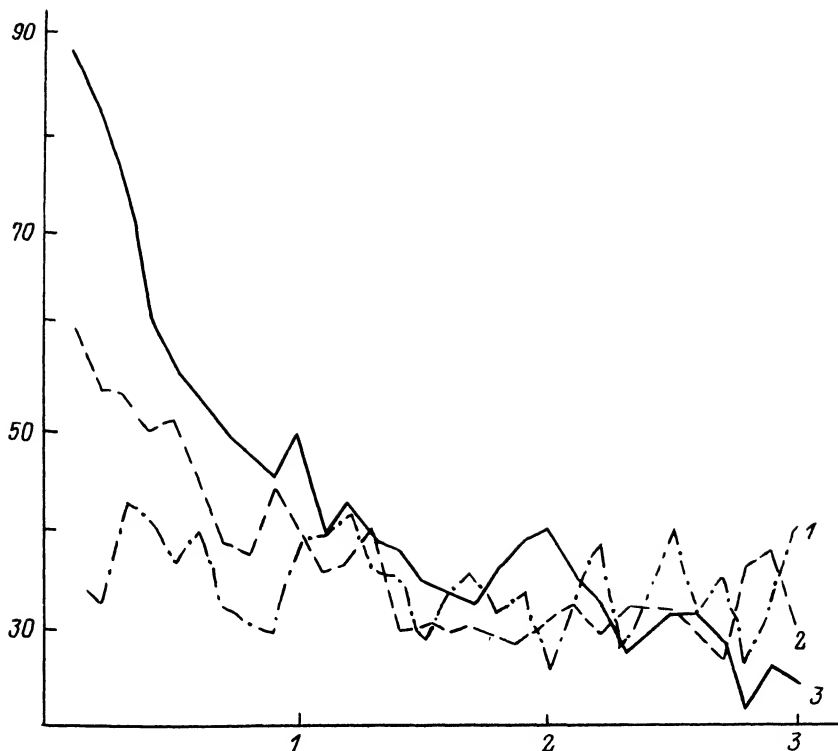


Рис. 7. Изменения встречаемости *Pleurozium schreberi* в ЛО в зависимости от диаметра влияющего дерева и расстояния до него.

состояниями растительности. Расстояние от любой точки до точки, представляющей собой состояние растительности вне воздействия деревьев, можно интерпретировать как силу влияния древостоя или как напряженность фитогенного поля (Василевич, 1988). За такую фоновую растительность мы приняли состояние, характеризующееся встречаемостями видов на площадке, где влияние древостоя минимально, — на расстоянии 3 м от дерева диаметром 7 см на одиночной трансекте. Направление вектора, проведенного от точки, соответствующей фону, до точки, представляющей собой исследуемое состояние растительности, характеризует направление изменений, произошедших под влиянием деревьев.

Нами была предпринята попытка разложить влияние пары деревьев на составляющие (рис. 8). Здесь точка А представляет собой влияние пары деревьев, расположенных на парной трансекте, — левого и правого (рис. 8, I). Для этой трансекты могут быть подобраны одиночные трансекты, отражающие влияние либо только левого, либо только правого дерева. Точка В на рис. 8, I представляет собой площадку, характеризующую состояние растительности только под влиянием левого дерева, а точка С — под влиянием только правого. Эти состояния растительности могут быть представлены в евклидовом пространстве, что и сделано на рис. 8, II. Здесь также добавлена точка О, соответствующая отсутствию влияния древостоя, — фон. Вектор ОА отражает воздействие пары деревьев. Он может быть представлен в виде суммы векторов ОВ и ВА, первый из которых характеризует изменения, произошедшие под влиянием только левого дерева, а второй — изменения под влиянием правого дерева на фоне влияния левого. Аналогично вектор ОА может быть представлен в виде суммы векторов ОС и СА. Нас интересуют два вопроса: во-первых, совпадают ли направления влияния пары деревьев с влиянием одиночных деревьев; во-вторых, усиливается или

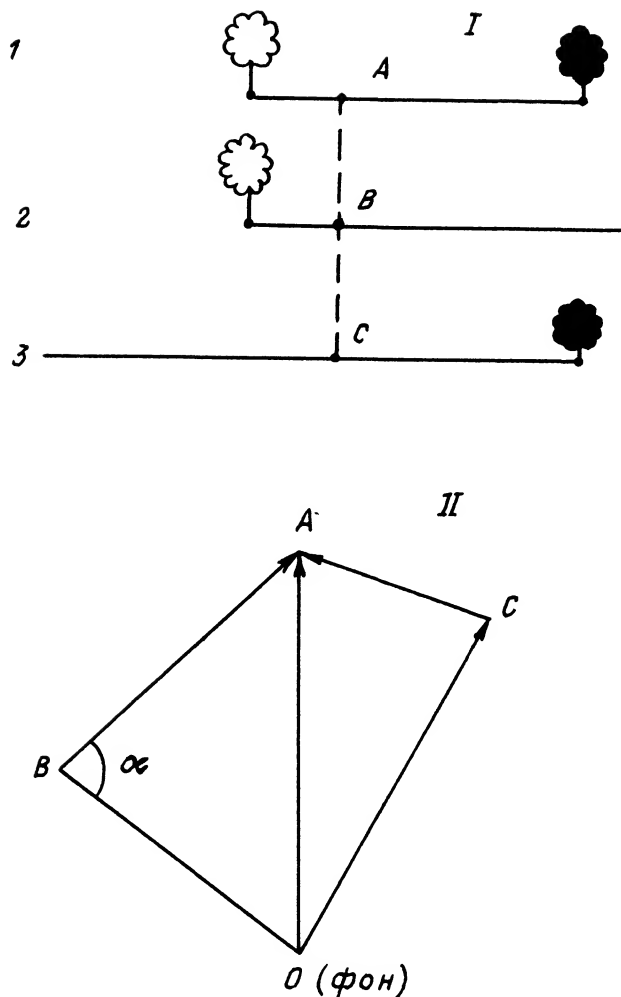


Рис. 8. Разложение влияния пары деревьев на составляющие.

I — на парной трансекте (*I*) путем сопоставления ее с одиночными трансектами для левого (2) и правого (3) деревьев; *II* — в многомерном евклидовом пространстве, где по каждой оси отложены встречаемости видов. Объяснения в тексте.

ослабляется влияние дерева, если оно происходит на фоне влияния другого дерева. Для ответа на них попробуем количественно формализовать соответствующие утверждения.

Если направления влияния пары деревьев и одиночного дерева совпадают, то точка *B* должна лежать в непосредственной близости от отрезка *OA* (рис. 8, *II*), т. е. треугольник *AOB* должен быть как можно более тупоугольным. Это означает, что угол α приближается к 180° , а отношение суммы длин отрезков *OB* и *BA* к длине отрезка *OA* должно быть близко к 1. Обе эти меры можно использовать для характеристики однонаправленности изменений. Анализ показал, что полученные в обоих случаях результаты совпадают, поэтому в дальнейшем мы использовали лишь отношение суммы *OB* и *BA* к *OA*, назвав эту величину мерой разнонаправленности изменений. Минимальное ее значение — 1, оно достигается при абсолютной однонаправленности изменений. Максимум эта величина не имеет. Если треугольник *AOB* равносторонний, то мера разнонаправленности изменений оказывается равной 2. Мы считали, что если получено ее значение, которое достоверно

меньше 2, то изменения растительности под воздействием пары деревьев и под воздействием одиночного дерева однонаправлены.

Для ответа на второй вопрос мы сравнили изменения, происходящие под влиянием дерева на фоне влияния другого дерева, характеризующиеся длиной вектора CA , с изменениями, происходящими при его одиночном влиянии, описываемыми длиной вектора OB . Отношение длины вектора CA к длине вектора OB мы рассматривали как меру кумулятивности взаимодействия фитогенных полей деревьев. Если это отношение больше 1, то взаимодействие полей кумулятивно, т. е. имеет место усиление воздействия при интерференции полей. Если же эта мера менее 1, то при наложении фитогенных полей совместное воздействие деревьев на подчиненные ярусы оказывается слабее суммы влияний отдельных деревьев.

Результаты анализа однонаправленности воздействия для К представлены в табл. 3. Все значения достоверно отличаются от 2 на 0.1%-м уровне значимости. Заметно некоторое увеличение значений индекса в том случае, когда расстояние между деревьями равно 3 м. Скорее всего, это не означает, что изменения действительно менее однонаправлены, а обусловливается слабым наложением фитогенных полей. При слабом влиянии векторы имеют небольшую длину, поэтому случайная составляющая оказывает более заметное воздействие на их направления. Однако и здесь изменения растительности под воздействием пары деревьев и одиночного дерева оказываются достоверно однонаправленными. Это означает, что при наложении фитогенных полей может происходить усиление или ослабление воздействия одиночных деревьев на напочвенный покров, но изменения характера реакции последнего не наблюдается. В ЛО наблюдаются те же самые закономерности, что и в К.

Индексы кумулятивности взаимодействия полей даны в табл. 4. Какой-либо ясной зависимости кумулятивности взаимодействия фитогенных полей деревьев от расстояния между ними не прослеживается. Зато четко прослеживается зависимость этого индекса от диаметров деревьев. Как диаметр влияющего дерева, так и диаметр дерева, на фоне которого происходит влияние, оказывают сходное воздействие на индекс кумулятивности, причем последний диаметр действует сильнее. При взаимодействии фитогенных полей деревьев малого диаметра индекс кумулятивности больше 1, т. е. их общее воздействие оказывается сильнее суммы воздействий отдельных деревьев: взаимодействие кумулятивно, что подтверждает выводы Маслова (1986). При взаимодействии же полей более крупных деревьев (диаметр 13 см, частично 10 см) происходит обратный эффект — общее воздействие оказывается значимо слабее суммы порционных воздействий. Другими

ТАБЛИЦА 3

Индексы разнонаправленности изменений напочвенного покрова под воздействием пары деревьев и одиночного дерева (Карелия)

Диаметр влияющего дерева, см	Диаметр дерева, см, на фоне которого происходит влияние	Расстояние между деревьями, м		
		1	2	3
7	7	1.125	1.162	1.323
	10	1.166	1.167	1.207
	13	1.162	1.170	1.426
10	7	1.108	1.154	1.232
	10	1.189	1.130	1.176
	13	1.200	1.137	1.269
13	7	1.143	1.187	1.264
	10	1.170	1.122	1.185
	13	1.146	1.157	1.230

ТАБЛИЦА 4

Индексы кумулятивности взаимодействия фитогенных полей деревьев (Карелия)

Диаметр влияющего дерева, см	Диаметр дерева, см, на фоне которого происходит влияние	Расстояние между деревьями, м		
		1	2	3
7	7	2.545*	3.428*	2.530*
	10	1.277*	1.496*	1.692*
	13	1.406*	1.484*	1.155*
10	7	1.873*	2.096*	2.077*
	10	1.169	1.345*	1.247*
	13	1.088	1.235*	0.870*
13	7	2.201*	2.156*	1.877*
	10	1.148	1.407*	1.065
	13	0.602*	0.745*	0.767*

Примечание. * Значение достоверно отличается от 1 на 1%-м уровне значимости.

словами, пока напряженность фитогенных полей мала, их наложение друг на друга приводит к взаимному усилению напряженности. Когда же напряженность фитогенных полей отдельных деревьев высока, то при наложении полей друг на друга общее поле оказывается менее напряженным, чем сумма напряженностей отдельных полей.

Эти данные позволяют судить о том, что происходит при перекрытии полей влияния деревьев, но, на наш взгляд, недостаточны для того, чтобы отвергнуть гипотезу аддитивности взаимодействия фитогенных полей. Дело в том, что измерить именно напряженность поля мы не можем и вынуждены использовать косвенные признаки наподобие расстояния от фоновой площадки в многомерном евклидовом пространстве. Эти признаки, конечно, зависят от напряженности поля, но форма зависимости может быть разной. Из того, что мы нашли нарушения аддитивности для расстояний от фоновой площадки, вовсе не следует, что напряженность фитогенных полей не аддитивна, как, например, из того, что $A^2 + B^2 \neq C^2$, вовсе не следует, что $A + B \neq C$. Если предположить, что форма зависимости признака, использованного нами для характеристики напряженности поля (расстояния от фоновой площадки в многомерном евклидовом пространстве), от истинной напряженности фитогенного поля близка к логистической, что весьма правдоподобно (Василевич, 1988; Ю. И. Самойлов, личное сообщение), и к тому же допустить, что фитогенные поля аддитивны, то окажется, что в области малых напряженностей, где логистическая кривая вогнута, сумма расстояний от фоновой площадки до точек, характеризующих поля отдельных деревьев, меньше расстояния от фоновой площадки, зафиксированного для объединенного поля, а в области высоких напряженностей, где эта кривая выпукла и выходит на плато, будет получен обратный эффект. Как раз такая картина и наблюдается в наших данных (табл. 4), так что решение вопроса о том, аддитивны ли фитогенные поля либо их наложение друг на друга приводит к кумулятивному эффекту, пока не найдено. Здесь необходим более тонкий анализ их интерференции. Такой анализ нами проводится, результаты его будут опубликованы в следующей статье.

В заключение авторы выражают благодарность А. А. Познанской за помощь в сборе материала.

- Аболинь А. А. Изменение структуры мохового покрова в зависимости от распределения осадков под пологом леса // Экология. 1974. № 3. С. 51—56. — Арискина Н. П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 658—672. — Ахимова М. П. О влиянии древостоев ели на синузии мхов в ельничных сфагново-черничных // Лесоведение. 1975. № 3. С. 39—44. — Банникова И. А. К вопросу о взаимоотношениях растений в сложных борах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 2. С. 128—133. — Белоногова Т. В. Продуктивность живого покрова черничных и брусничных сосняков Южной Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1974. С. 61—70. — Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — Василевич В. И. Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 59—82. — Горчаковский П. Л. К географии, экологии и истории формирования ареала вереска // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 9. С. 1244—1257. — Демьянов В. А. Влияние лишайницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на строение нижних ярусов в редколесьях и рединах на крайнем северном пределе ее распространения (Таймыр, 72° 30' с. ш.) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1333—1338. — Демьянов В. А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1302—1308. — Демьянов В. А. Анализ ценотической роли лишайницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 7. С. 926—937. — Демьянов В. А. Влияние *Larix gmelini* (Pinaceae) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 500—507. — Демьянов В. А. Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1309—1316. — Демьянов В. А. О структуре ценогенного поля *Betula pubescens* Ehrh. (Betulaceae) в редколесьях полярного Урала // Экология. 1992. № 3. С. 75—77. — Инамов В. С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 184—195. — Инамов В. С., Кирикова Л. А. Функциональный подход к синузии // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 470—477. — Инамов В. С., Кирикова Л. А. К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. Вып. 1. № 3. С. 26—32. — Инамов В. С., Кирикова Л. А. Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 580—586. — Инамов В. С., Кирикова Л. А. Изменения напочвенного покрова в фитогенном поле ели в условиях корневой изоляции // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1991. Вып. 2. № 10. С. 43—48. — Инамов В. С., Тархова Т. Н. Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20—26. — Казанцева А. С. Влияние деревьев на структуру травяно-кустарничкового яруса в некоторых типах сосновых лесов // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1030—1033. — Карпов В. Г. Конкуренция корней древостоя и строение травяно-кустарничкового яруса в таежных лесах // ДАН СССР. 1958. Т. 119. Вып. 2. С. 375—378. — Кирикова Л. А. Разделение подземных органов *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1083—1085. — Котов С. Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—240. — Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48. — Лащинский Н. Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1721—1727. — Левичев И. Г. О динамике травянистых микрогруппировок в фисташниках Бадхыза (Туркменская ССР) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 7. С. 969—976. — Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652. — Маслов А. А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 3. Идентификация осей фитоценотическими факторами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 89—95. — Ненюхин В. Н., Гагарина Л. Н. Урожайность ягод и запасы листьев брусники под пологом леса и на вырубках // Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1973. С. 120. — Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1161—1174. — Норин Б. Н. Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 525—536. — Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034. —

Самойлов Ю. И. Характеристика воздействия одиночных деревьев дуба (*Quercus robur* L.) на травяной покров луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 112—125. — Санникова С. Н. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых фитоценозах равнин Зауралья. Свердловск, 1979. С. 21—25. — Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 1. С. 251—254. — Фаликов Л. Д. Модель размещения и сопряженности древесных видов в фитоценозе дубравы // Биота основных геосистем центральной лесостепи. М., 1976. С. 109—122. — Ястребов А. Б. Влияние ив на травянистый покров луга // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 476—486. — Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 200 с. — Arney J. D. An individual tree model for stand simulation in Douglas-fir // Growth models for tree and stand simulation. Stockholm, 1974. P. 38—46. — Arnold J. F. Zonation of understory vegetation around a juniper tree // J. Range Manag. 1964. Vol. 17. N 1. P. 41—42. — Barclay-Estrup P., Gimingham C. H. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. 1. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle // J. Ecol. 1969. Vol. 57. N 3. P. 737—758. — Bella I. E. A new competition model for individual trees // Forest Sci. 1971. Vol. 17. N 3. P. 364—372. — Brakenhielm S., Persson H. Vegetation dynamics in developing scots pine stands in central Sweden // Structure and function of northern coniferous forests — an ecosystem study. Stockholm, 1980. P. 139—152. — Daniels R. F. Simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth // Forest Sci. 1976. Vol. 22. N 4. P. 454—456. — Daniels R. F., Burkhardt H. E., Clason T. R. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees // Can. J. Forest Res. 1986. Vol. 16. N 6. P. 1230—1237. — Gimingham C. H. *Calluna* and its associated species: some aspects of coexistence in communities // Vegetatio. 1978. Vol. 36. N 3. P. 179—186. — Hester A. J. Successional vegetation change: the effect of shading on *Calluna vulgaris* // Trans. Bot. Soc. Edinburg. 1987. Vol. 45. Pt 2. P. 121—126. — Martin G. L. Estimation of individual tree competition from horizontal point sample data // Forest Sci. 1982. Vol. 28. N 1. P. 45—48. — Orloci L. Multivariate analysis in vegetation research. The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1978. 451 p. — Tamm C. O. Growth of *Hylocomium splendens* in relation to tree canopy // Bryologist. 1964. Vol. 67. N 4. P. 423—426.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 20 XI 1992

SUMMARY

The influence of single trees and their pairs on the understorey in lichen-moss pine forests is studied in the Leningrad region and Karelia. It is shown that the intensity of tree influence increases with the increase of tree size and with the decrease of a distance from that tree. Different species of herb and moss layers depend on trees in different ways. The mode of tree influence in the Leningrad region and in Karelia is similar, but the influence is stronger in the more severe environment of Karelia. When the tree influence fields interfere with each other they become stronger when the partial influences are weak, and weaker when the latter are strong. In all cases, the direction of the understorey changes under the influence of a tree pair is the same as in the case of a single tree influence.

СООБЩЕНИЯ

УДК 583.3

© 1993

М. И. Гачечиладзе

ЭМБРИОЛОГИЯ *PRIMULA BAYERNII* (PRIMULACEAE)M. I. GACHECHILADZE. THE EMBRYOLOGY OF *PRIMULA BAYERNII* (PRIMULACEAE)

Изучен эмбриологически не исследованный эндемик Кавказа *Primula bayernii*, произрастающий в субнивальном поясе на высоте 2950 м над ур. м. Установлено, что соцветия с тычинками и завязью закладываются осенью в почках возобновления; мейоз в них протекает одновременно. Пыльца перезимовывает на 1-ядерной, а зародышевый мешок — на 4-ядерной фазах. Дальнейшее развитие возобновляется в год вегетации в цветочных бутонах. Зародышевый мешок Polygonum-типа. Двойное оплодотворение совершается нормально. Эндосперм нуклеарный, с пристенным и центральным расположением ядер. Клеткообразование эндосперма совпадает с шаровидной стадией зародыша. Зародыш Caryophyllad-типа. В многократно увеличенных клетках эндотелия и наружного интегумента синтезируются дубильные вещества. Из 16—20 семян 10—12 крупных, 5—6 средних размеров, 1—2 недоразвитые.

Некоторые эмбриологические данные о сем. *Primulaceae* Vent. и видах рода *Primula* L. мы находим в работах К. Dahlgren (1914), R. Souéges (1937), S. Woodell (1960), K. Subramanyam и L. Narayan (1968), X. Т. Пашук (1969), Ф. В. Карамановой (1972), в монографии «Сравнительная эмбриология цветковых растений» (1983). Однако эти данные являются фрагментарными. Что касается *Primula bayernii*, то он совершенно не исследован.

Эндемик Кавказа *P. bayernii* — географически и морфологически обособленный вид из ряда *Nivales* Fed. секции *Crystallophloemis* (Харадзе и др., 1976). Он произрастает в горах на скалах, близ вечных снегов и ледников (Флора СССР, 1952; Флора Грузии, 1985).

Это — многолетнее травянистое растение, вегетативно неподвижное, поликарпик, гемикриптофит, летнезеленое с зимним покоем, с открытыми почками возобновления, в которых вегетативные органы и соцветия формируются в предшествующий цветению год (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Цель нашего исследования — изучение семенообразовательных процессов в растениях в экстремальных условиях высокогорий.

Как известно, субнивный пояс Центрального Кавказа характеризуется экстремальными условиями для жизни растений: повышенной солнечной радиацией, резким перепадом температур, пониженным давлением, дневным перегревом субстрата и приземного слоя воздуха (Лархер, Нахуцришвили, 1982). Однако угрозу для существования растений этого пояса, приспособленных к суровым условиям, представляют не все перечисленные, а такие экзогенные факторы, как эрозии, снежные лавины, а также антропогенные факторы (Долуханов, 1969; Нахуцришвили, 1974).

Материал нами собирался в субнивальном горном поясе на высоте 2950 м над ур. м., на склоне северо-западной экспозиции горы Саберце, у подножия Казбег в расщелинах больших каменных глыб.

Вегетация растений в субнивальном поясе начинается с конца мая. *P. bayernii* вегетирует с середины июня (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Соцветия у *P. bayernii* формируются осенью в год, предшествующий цветению. В них закладываются тычинки и завязь.

Пыльник 4-гнездный. Его стенка содержит 6 слоев — эпидермис, эндотеций, 2 эфемерных слоя и 2 слоя тапетума (табл. I, 1). Тапетум секреторного типа, 1-ядерный, имеет густую цитоплазму. Ко времени окончания мейоза в микро-спороцитах в цитоплазме тапетальных клеток образуются крупные вакуоли, а ядра начинают дегенерировать.

Мейоз в пыльниках протекает осенью (в почках возобновления). Деление материнских клеток микроспор происходит по симультанному типу. Молодые 1-ядерные пыльцевые зерна имеют цитоплазму, лишенную вакуоли; ядра в них занимают центральное положение (табл. I, 2). Развитие мужской генеративной сферы в почках возобновления осуществляется осенью и приостанавливается в фазе 1-ядерного пыльцевого зерна, в которой пыльцевые зерна перезимовывают. Дальнейшее их развитие происходит в июне следующего года.

Осенью женская генеративная сфера в почках возобновления представлена сформированным 1-гнездным пестиком с центральной плацентацией. В нем закладывается 16—20 семязпочек. Семязпочки анатропные, тенуиницеллярные, с 2 интегументами. В ницеллусе семязпочки археспориальная клетка закладывается субэпидермально, она непосредственно превращается в материнскую клетку макроспоры. В результате мейоза образуется линейная тетрада макроспор. В ней раньше всех дегенерирует эпихалазальная макроспора, затем — субмикропилярная и микропилярная (табл. I, 4); 3 верхние макроспоры тетрады с разной степенью дегенерации сохраняются до 4-ядерной стадии зародышевого мешка.

Зародышевый мешок *P. bayernii* развивается из халазальной макроспоры по Polygonum-типу. На 2- и 4-ядерной фазах ядра противоположных полюсов обычно одинаковые по размеру и структуре (табл. I, 5, 6). Однако изредка микропилярные ядра 4-ядерного зародышевого мешка имеют большие размеры по сравнению с халазальными. На этом развитие зародышевых мешков приостанавливается. Итак, можно заключить, что процесс мейоза в микроспороцитах происходит так же, как в макроспороцитах: мужская генеративная сфера в почках возобновления *P. bayernii* прекращает развитие на 1-ядерной стадии пыльцы, женская же — на 4-ядерной стадии зародышевого мешка.

В год вегетации в середине июня в цветочных бутонах развитие генеративных органов возобновляется.

Гаметогенез в 1-ядерных пыльцевых зернах начинается несколько раньше, чем в зародышевых мешках. Образуется 2-клеточная пыльца, в которой вегетативная клетка почти в 2 раза больше генеративной (табл. I, 3). Генеративная клетка эллипсоидальной формы. В пыльцевых зернах наблюдается накопление крахмальных зерен. Иногда встречается 3-клеточная пыльца. Зрелая пыльца 3-поровая, 3-бороздная, изредка — 4-гранная, 4-поровая. На 2-клеточной фазе пыльцевого зерна пыльник уже состоит только из эпидермиса и эндотеция.

Наряду с нормальными крупными пыльцевыми зернами наблюдаются мелкие. Они обычно стерильные. Отмечается наличие разновеликих пыльцевых зерен, в том числе и гигантских.

Макрогаметогенез протекает нормально, возникает крупный, 8-ядерный зародышевый мешок. Яйцеклетка в нем расположена под синергидами, закрывающими своими концами свод микропиле. Полярные ядра крупные. Микропилярное полярное ядро расположено вблизи яйцеклетки, халазальное — в халазальном конце зародышевого мешка. Антиподы в числе 3 остаются мелкими, они эфемерны (табл. I, 7).

В цветках *P. bayernii* нами отмечалось явление гетеростилии. Надо полагать, что в тех случаях, когда пыльники расположены выше пестика, а пыльца и зародышевые мешки созревают одновременно, опыление может совершаться автотомно, гейтеногамно, а также перекрестно. В цветках, в которых пыльники расположены ниже пестиков, наблюдается стерилизация пыльцы, поэтому цветки могут опыляться лишь гейтеногамно или перекрестно.

Ко времени оплодотворения халазальное полярное ядро зародышевого мешка перемещается вверх и сближается с микропилярным (табл. I, 8). Пыльцевая трубка разрушает одну из синергид. Вскоре дегенерирует и другая синергида. Но иногда, как исключение, пыльцевая трубка попадает в зародышевый мешок, минуя синергиды. В таком случае некоторое время сохраняются обе синергиды. Встречаются оплодотворенные зародышевые мешки, в которых и после оплодотворения сохраняются остатки дегенерировавших антипод (табл. I, 8).

Слияние спермиев с яйцеклеткой и вторичным ядром происходит в основном одновременно, но наблюдались случаи, когда в эндосперме было осуществлено 2—3 деления, а слияния спермия с ядром яйцеклетки еще не произошло (табл. II, 1).

Эндосперм исследуемого вида нуклеарного типа. Первичное ядро эндосперма на 2—3 деления опережает деление зиготы. Деления в эндосперме протекают в основном синхронно до 4-клеточной стадии зародыша. Далее в центральном эндосперме ранее существовавшие вакуоли постепенно исчезают. Часть эндоспермальных ядер располагается в лентообразных постенных цитоплазматических тяжах, а в центральной части — в тяжах цитоплазмы, часто попарно (табл. II, 1, 2).

Клеткообразование в эндосперме начинается на шаровидной стадии зародыша: сначала происходит обособление многоядерных эндоспермальных участков (табл. II, 6), а затем уже в них происходит клеткообразование.

Исследование последовательных фаз развития зародыша показало, что он развивается по *Caryophyllad*-типу. Зигота делится поперечно на базальную (*cb*) и терминальную (*ca*) клетки (табл. II, 2). Клетка *ca*, делясь, образует 2-клеточный подвесок (табл. II, 4), в котором базальная клетка значительно расширяется (табл. II, 5). Иногда направление деления апикальной клетки изменяется: вместо поперечного она претерпевает продольное деление (табл. II, 3).

Обращает на себя внимание поведение клеток семяпочки. До оплодотворения клетки интегумента не содержат запасных питательных веществ. Наружный интегумент 2-, внутренний — 4-слойный. Клетки внутреннего интегумента, за исключением слоя, граничащего с зародышевым мешком и образующего эндотелий (интегументальный тапетум), изодиаметрические. Они заполнены однородной цитоплазмой. Клетки эндотелия крупные, таблитчатые, лишены вакуолей, заполнены густой цитоплазмой и содержат по 2 ядра, которые по величине и структуре не отличаются от ядер окружающих клеток. Далее эти клетки многократно увеличиваются и постепенно заполняются дубильными веществами (табл. III, 1). Клетки наружного интегумента также разрастаются. Ядро и цитоплазма в них занимают пристенное положение. Остальная часть клетки занята крупной вакуолью, в которой также происходит накопление дубильных веществ (табл. III, 1, 2). Однако этот процесс во внутреннем и наружном интегументах протекает не одновременно: накопление дубильных веществ в клетках интегументального тапетума начинается до оплодотворения, в клетках наружного интегумента — после оплодотворения и завершается на стадии шаровидного зародыша.

Клетки нуцеллуса семяпочки *P. bayernii* содержат 22 хромосомы. Аналогичное количество хромосом в меристематических клетках корешков было отмечено также А. Л. Харадзе с соавт. (1976).

Из 16—20 семяпочек 10—12 крупных размеров округлой или удлинённой формы, 5—6 средних размеров, округлых, 1—2 недоразвитые. Обычно оплодо-

творяются большие и частично средние семяпочки. В мелких семяпочках зародышевые мешки не развиваются, следовательно, в них оплодотворения не происходит. В семяпочках, отстающих в развитии от нормальных, либо зародышевые мешки не оплодотворяются, либо развитие в них эндосперма и зародыша приостанавливается на самых ранних стадиях развития из-за ограниченной величины зародышевого мешка. Из крупных семяпочек развиваются полноценные, а из средних по величине — щуплые семена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Долуханов А. Г. Флора и растительность субнивальных ландшафтов верховий Большой Лиахви и Кельского нагорья (Большой Кавказ) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 11. С. 1662—1674. — Каграманова Ф. В. Сравнительно-эмбриологическое исследование первоцветов разноцветного и Воронова // Цитозембриологическое исследование растений флоры Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1972. С. 80—82. — Лархер В., Нахуцишвили Г. Ш. О фено- и трофортимотипах высокогорных растений // Экология. 1982. № 4. С. 13—20. — Нахуцишвили Г. Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1974. 141 с. — Нахуцишвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л.: Наука, 1984. 123 с. — Пашук Х. Т. Розвиток чоловічого та жіночого гаметофітів у сольданили угорської (*Soldanella hungarica* Simk.) // Укр. бот. журн. 1969. Т. 26. № 4. С. 76—81. — Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1983. 363 с. — Флора Грузии. Т. 10. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 387 с. — Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 803 с. — Харадзе А. Л., Гвинцанидзе З. И., Давлианидзе М. Т. Кариологическое исследование субнивального флористического комплекса // Зам. сист. и геогр. раст. Тбилиси, 1976. Вып. 33. С. 64—88. — Dahlgren K. V. O. Einige morphologische und biologische Studien über *Primula officinalis* Jacq. // Bot. Notiser. 1914. H. 4. S. 161—176. — Souèges R. Embryogénie des Primulacées. Développement de l'embryon chez le *Samolus valerandi* L. // C. R. hebdomadaire. Séanc. Acad. Sci. Paris, 1937. Vol. 204. P. 145—147. — Subramanyam K., Narayana L. L. Florae anatomy and embryology of *Primula floribunda* Wall. // Phytomorphology. 1968. Vol. 18. N 1. P. 105—113. — Woodell S. K. I. Studies in british Primulas. VII. Development of normal seed and hybrid seed from reciprocal crosses between *P. vulgaris* Huds. and *P. veris* L. // New. Phytol. 1960. Vol. 59. N 3. P. 302—313.

Институт ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии
Тбилиси

Получено 25 XI 1991

УДК 581.3 : 582.951.4

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 5

О. А. Хведынич, А. А. Подгаецкий

СОМАТОПЛАСТИЧЕСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ ПРИ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ КАРТОФЕЛЯ

O. A. KHVEDYNICH, A. A. PODGAETSKY. THE SOMATOPLASTIC STERILITY IN INTERSPECIFIC
HYBRIDIZATION OF POTATO

Описано явление соматопластической стерильности при гибридизации диких видов картофеля *Solanum stoloniferum* × *S. demissum*. Полости зародышевых мешков многих семяпочек через 8—20 сут после опыления заполняются клетками интегументального тапетума. В некоторых семяпочках интегументальный тапетум разрастается очень интенсивно и после заполнения полости зародышевого мешка проникает в ткань семяпочки, разрушая и поглощая при этом ее клетки.

При отдаленных скрещиваниях довольно часто происходит сильное разрастание соматических тканей, окружающих зародышевый мешок, в частности интегументального тапетума (эндотелия), клетки которого растут внутрь зародышевого мешка. Впервые такое явление было описано при межвидовой гибридизации *Datura* (Satina, Blakeslee, 1935) и получило название сомато-

пластической стерильности. Впоследствии аналогичное поведение эндотелия отмечалось при отдаленных скрещиваниях у представителей разных семейств (Brink, Cooper, 1939; Beasley, 1940; Ledingham, 1940; Поддубная-Арнольди, Лодкина, 1945; Модилевский, 1945; Sachet, 1948; Hakansoon, 1952; Greenshild, 1954; Johansen, Smith, 1956; Weaver, 1957; Lee, Cooper, 1958; Jaranowski, 1962; Woodel, 1963; Банникова, 1965а, б; и др.). Меристематическая активность клеток эндотелия обычно вначале обнаруживается в халазальной области семяпочки. Разрастание его клеток приводит к гибели сначала эндосперма, а затем зародыша, и в конечном итоге вся полость зародышевого мешка заполняется клетками эндотелия.

В данной работе описаны случаи явления соматопластической стерильности при межвидовой гибридизации диких видов картофеля.

Материал и методика

Клубни диких видов картофеля *Solanum stoloniferum* Schlecht. ($2n = 4x = 48$) и *S. demissum* Lindl. ($2n = 6x = 72$) высаживали в поле и в теплице. В июне—июле бутоны *S. stoloniferum* накануне раскрытия кастрировали и опыляли свежесобранной пылью *S. demissum*. Развивающиеся завязи фиксировали по Карнуа темпорально в течение 25 сут после опыления, начиная с 42 ч. Материал обрабатывали по общепринятой цитологической методике. Препараты окрашивали галлоцианин-хромовыми квасцами (ГХК), реактивом Шиффа по Фельгену и метилгрюн-пиронином по Браше.

Результаты и обсуждение

В завязях *S. stoloniferum*, опыленных пылью *S. demissum*, наряду с семяпочками, в которых происходит развитие зародыша и эндосперма, встречаются семяпочки, полости зародышевых мешков которых заполнены клетками разросшегося интегументального тапетума (табл. I, а). Такие семяпочки наблюдались нами через 8, 10, 14, 20 сут после опыления. Анализ материала показал, что разрастание клеток эндотелия в разных семяпочках происходит не одинаково и сами клетки по своей морфологии тоже различаются. Довольно редко полости зародышевых мешков заполняются крупными, сильно вакуолизированными клетками (табл. I, б), цитоплазма в них размещается пристенно, ядро тоже располагается около оболочки.

Значительно чаще встречаются семяпочки, у которых полость зародышевого мешка заполняется густоплазменными клетками (табл. I, в, г). Эти клетки очень интенсивно окрашиваются ГХК и пиронином по Браше, что свидетельствует о наличии в их цитоплазме большого количества РНК. Семяпочки с заросшими зародышевыми мешками некоторое время увеличиваются в размерах. Через 20 сут после опыления они имеют вид удлинённых образований (табл. II, б), отличающихся по форме от более молодых семяпочек (табл. II, а) и состоящих из бедноплазменных клеток, но полости зародышевых мешков остаются заполненными густоплазменными клетками.

В некоторых семяпочках интегументальный тапетум разрастается настолько интенсивно, что распространяется за пределы полости зародышевого мешка (табл. II, в, г). При этом клетки интегументального тапетума обычно выходят с халазального конца зародышевого мешка и разрастаются в обе стороны от мешка, поглощая на своем пути клетки семяпочки, захватывая ее периферические участки. Клетки тапетума очень богаты РНК, так как интенсивно окрашиваются ГХК и пиронином по Браше. Судя по расположению клеток, их деление идет в разных направлениях и, вероятно, довольно интенсивно, поскольку это (табл.

II, в, г) было обнаружено нами через 14 сут после опыления, в то время как в 10-суточных семязпочках все клетки эндотелия находятся еще в полости зародышевого мешка (табл. II, а). По-видимому, клетки эндотелия начинают поглощать ткани семязпочки через 10 сут после опыления.

О причинах возникновения соматопластической стерильности существуют два противоположных мнения. Согласно одному (Brink, Cooper, 1944, 1947), интегументальный тапетум, разрастаясь, препятствует току питательных веществ из халазальной части семязпочки в зародышевый мешок. Нарушение трофической функции вызывает видимые морфологические нарушения в эндосперме, что приводит к его гибели. Не получая питания из эндосперма, разрушается и зародыш.

Данные других авторов (Weaver, 1957, 1958; Банникова, 1965а, б, 1968) свидетельствуют о том, что не разрастание соматических тканей приводит к гибели эндосперма, а, наоборот, дегенерация последнего влечет за собой рост эндотелия. На основании этих данных можно предположить, что стимулом для развития эндотелия является дегенерация эндосперма.

Разрастание интегументального тапетума, как следует из перечисленных работ, происходит при наличии эндосперма и зародыша. Подобные случаи нами не были обнаружены, несмотря на то что проанализирован довольно большой материал, фиксированный темпорально в течение 25 сут после опыления. Исходя из этого, можно считать, что в исследуемой комбинации скрещивания разрастание эндотелия происходит в зародышевых мешках, где эндосперм и зародыш не развиваются, несмотря на прошедшее оплодотворение. Помимо этого, эндотелий может разрастаться, по-видимому, и в неоплодотворенных зародышевых мешках. Последнее предположение не лишено оснований, поскольку в ряде семязпочек зародышевый мешок, заросший клетками эндотелия, не был окружен зоной «пустых» клеток (табл. I, б, в). Такая зона, как показано нами ранее (Хведынич и др., 1992), образуется вскоре после оплодотворения; она видна в некоторых семязпочках и в рассматриваемом материале (табл. I, г; II, а, б), что указывает на явное прохождение в зародышевых мешках этих семязпочек процесса оплодотворения. Однако развитие эндосперма и зародыша, по-видимому, не происходило, а вместо этого митотическая активность проявилась в эндотелии, клетками которого и оказались заполнены зародышевые мешки.

Таким образом, из наших данных следует, что стимулом для митотической активности эндотелия не обязательно должен быть дегенерирующий эндосперм; им может быть и гибнущий зародышевый мешок. Подобные случаи были описаны ранее (Банникова, 1965а, б) при межвидовых скрещиваниях *Nicotiana*. Деление клеток эндотелия и разрастание его внутрь зародышевого мешка — явление, по-видимому, вторичное, происходящее во время гибели содержимого зародышевого мешка независимо от того, эндосперм это или клетки самого мешка.

Обнаруженные нами случаи заращения гибнущих зародышевых мешков клетками эндотелия в какой-то степени являются подтверждением второго мнения о причинах возникновения соматопластической стерильности. У картофеля это явление, очевидно, не связано с эндоспермо- и эмбриогенезом, что, вероятно, характерно вообще для пасленовых. Известно (Rick, 1946; Williams, 1955; Рибченко, 1965) разрастание эндотелия и в негибридных семязпочках *Lycopersicon esculentum* Mill., *Solanum tuberosum* L., зародышевые мешки которых рано дегенерируют.

Описанная нами соматопластическая стерильность в исследуемой комбинации скрещивания картофеля, на наш взгляд, расширяет понятие об этом явлении и его обусловленности гибридной природой. Имеющиеся данные позволяют говорить о том, что разрастание эндотелия внутрь зародышевых мешков в случае гибели может встречаться как при отдаленной гибридизации, так и в норме (при внутривидовом опылении) и, возможно, даже при отсутствии оплодотворения. Соматопластическая стерильность, таким образом, является не причиной

а, скорее, следствием гибели гибридных эндосперма и зародыша, как указывалось ранее (Weawer, 1957, 1958; Банникова, 1965а, б, 1968). Разрастаться эндотелий, вероятно, начинает вследствие того, что гибнущий в результате несовместимости гибридный эндосперм перестает поглощать вещества, поступающие в зародышевый мешок через халазу, при этом они накапливаются в эндотелии, что, возможно, и вызывает его митотическую активность. Очевидно, такова же причина разрастания эндотелия и в случаях гибели зародышевых мешков независимо от того, произошло в них оплодотворение или нет. Таким образом, в обоих случаях питательные вещества задерживаются в халазальной области эндотелия, где, как известно, и начинается меристематическая активность его клеток.

Вполне естественно, что при отдаленных скрещиваниях соматопластическая стерильность встречается чаще, чем в норме, в связи с тем что несовместимость оказывает неблагоприятное влияние на развитие оплодотворенных зародышевых мешков. Тем не менее как при отдаленной гибридизации, так и в норме эти явления одного порядка, с той лишь разницей, что в норме это происходит в основном в неоплодотворенных, а потому и гибнущих зародышевых мешках, тогда как в отдаленных скрещиваниях соматопластическая стерильность, помимо этого, проявляется как в оплодотворенных, но не развивающихся далее зародышевых мешках, так и на более поздних этапах при формировании эндосперма и зародыша.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банникова В. П. Нарушение в формировании семян при отдаленной гибридизации табаков // Журн. общ. биол. 1965а. Т. 24. № 4. С. 428—435. — Банникова В. П. Сравнительное изучение формирования семян, полученных при самоопылении махорки и гибридизации ее с *Nicotiana paniculata* // Укр. бот. журн. 1965б. Т. 22. № 6. С. 58—66. — Банникова В. П. Нарушения в эмбриогенезе при отдаленной гибридизации табаков // Бот. журн. 1968. Т. 58. № 5. С. 628—638. — Модилевский Я. С. Цитологическое исследование рода *Nicotiana*. XII. К динамике развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации в связи с гаплоидией у *Nicotiana rustica* L. // Бот. журн. АН УССР. 1941—1945. Т. 2. № 3-4. С. 3—18. — Поддубная-Арнольди В. А., Лодкина М. М. Эмбриогенез при отдаленной гибридизации и полиплоидии в роде *Nicotiana* // Бот. журн. 1945. Т. 30. № 5. С. 195—216. — Рибченко О. И. Цитоембриология родины пасльоновых. Киев: Наукова думка, 1965. 159 с. — Хведынич О. А., Подгаецкий А. А., Резник В. С. Оплодотворение и эмбриогенез у *Solanum chacoense* (Solanaceae) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 49—54. — Beasley I. O. Hybridization of American 26-chromosome and Asiatic 13-chromosome species of *Gossypium* // J. Agr. Res. 1940. Vol. 60. N 1. P. 175—182. — Brink R. A., Cooper D. C. Somatoplastic sterility in *Medicago sativa* // Science. 1939. Vol. 90. P. 545—551. — Brink R. A., Cooper D. C. The antipodals in relation to abnormal endosperm behaviour in *Hordeum jubatum* × *Secale cereale* hybrid seeds // Genetics. 1944. Vol. 29. N 4. P. 391—406. — Brink R. A., Cooper D. C. The endosperm in seed development // Bot. Res. 1947. Vol. 13. N 8/9. P. 423—541. — Greenshild I. E. Embryology of interspecific crosses in *Melilotus* // Can. J. Bot. 1954. Vol. 32. N 3. P. 447—465. — Hakansoon A. Seed development after 2×, 4× crosses in *Galiopsis pubescens* // Hereditas. 1952. Vol. 38. P. 425—429. — Jaranowski J. Chlorophyll deficiency and variegations as a result of interspecific crosses in *Melilotus* // Genet. Pool. 1962. Vol. 3. N 1. P. 351—355. — Johansen E. R., Smith B. M. *Arachis hypogaea* × *A. diogenes* embryo and seed failure // Amer. J. Bot. 1956. Vol. 43. N 4. P. 250—258. — Ledingham G. F. Cytological and developmental studies of hybrids between *Medicago sativa* and diploid *M. falcata* // Genetics. 1940. Vol. 25. N 1. P. 1—7. — Lee I. H., Cooper D. C. Seed development following hybridization between diploid *Solanum* species from Mexico, Central and South America // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45. N 2. P. 104—108. — Rick C. M. The development of sterile ovules in *Lycopersicon esculentum* Mill. // Amer. J. Bot. 1946. Vol. 33. N 4. P. 250—254. — Sachet M. Fertilization in six incompatible crosses of *Datura* // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. N 5. P. 302—309. — Satina S., Blakeslee A. F. Fertilization in the incompatible cross *Datura stramonium* × *D. metel* // Bull. Torrey Bot. Club. 1935. Vol. 62. P. 301—312. — Weawer J. B. J. Embryological studies following interspecific crosses in *Gossypium*. 1. *G. hirsutum* × *G. arboreum* // Amer. J. Bot. 1957. Vol.

44. N 2. P. 209—214. — *Weaver J. B. J.* Embryological studies following interspecific crosses in *Gossypium*. 2. *G. arboreum* × *G. hirsutum* // *Amer. J. Bot.* 1958. Vol. 45. N 1. P. 10—16. — *Williams F. J.* Seed failure in the chippewa variety of *Solanum tuberosum* // *Bot. Gaz.* 1955. Vol. 117. N 1. P. 10—12. — *Woodell S. R. J.* Studies in British primulas. VIII. Development of seed from reciprocal crosses between *P. vulgaris* Huds. and *P. elatior* (L.) Hill. // *New Phytologist*. 1963. Vol. 59. N 3. P. 314—325.

Институт клеточной биологии и
генетической инженерии АН Украины
Киев

Получено 16 VIII 1991

УДК 582.949.1

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 5

А. Л. Буданцев

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДОВ НЕКОТОРЫХ РОДОВ ТРИБЫ *NEPETEAE* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTSEV. THE ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF FRUIT SURFACE IN SOME GENERA OF THE TRIBE *NEPETEAE* (*LAMIACEAE*)

Приведены результаты изучения при помощи сканирующего электронного микроскопа поверхности плодов 65 видов родов *Dracocephalum*, *Lophanthus*, *Agastache*, *Hymenocrater*, *Meehania*, *Glechoma*, *Schizonepeta*, *Cedronella* и *Drepanocaryum*. Вопросы их систематики и родственные связи родов трибы *Nepeteae* обсуждаются с использованием признаков скульптуры поверхности.

Данная статья является продолжением публикации результатов сравнительно-морфологического изучения плодов (эремов) у представителей трибы *Nepeteae* Benth. — котовниковых.¹

Род *Dracocephalum*

По числу видов род *Dracocephalum* L. занимает второе место в трибе *Nepeteae* после рода *Nepeta*. В его составе числится 73 вида (Буданцев, 1993а), распространенных в умеренных областях Евразии, главным образом на юго-западе и востоке Китая, в Южной Сибири, Средней Азии и в Иранском нагорье. Один вид — *D. parviflorum* Nutt. — встречается в Северной Америке. Большинство видов рода *Dracocephalum* — травянистые многолетники; реже встречаются полукустарнички и однолетние травы.

Особенности ультраструктуры поверхности эремов исследовались у 32 видов. Эремы имеют продолговатую, эллиптическую или обратнояйцевидную форму, в сечении трехгранные, как правило, с хорошо заметными ребрами, в основании суженные, на верхушке килеватые, закругленные или тупые. Рубчик латеральный, дугообразный или почти прямой (табл. I, 1, 12, 14). Поверхность эремов гладкая. Этот тип поверхности имеет 4 варианта.

Ячеистая поверхность (табл. I, 8, 13, 15) образована округлыми или продолговатыми полигональными клетками с прямыми или слабо извилистыми выступающими утолщенными антиклинальными стенками (АС). Наружные периклинальные стенки (НПС) вогнутые, со струйчато-морщинистой скульптурой. К разновидностям ячеистой поверхности относятся ямчатая и ямчато-зернистая поверхности. Ямчатая поверхность (табл. I, 2, 3, 7) характеризуется вдавленными АС и резкими углублениями в центре НПС. На поверхности клеток иногда встречаются переплетающиеся нитевидные образования неизвестного

¹ Методика исследований и данные по видам рода *Nepeta* L. опубликованы в предыдущем номере журнала (Буданцев, 1993б).

происхождения (табл. I, 2, 3). Для ямчато-зернистой поверхности (табл. I, 4) характерны более или менее равномерно расположенные по граням эрема клетки с погруженными АС и имеющими зернистую скульптуру НПС.

Сетчатая поверхность (табл. I, 6, 9) сложена полигональными или округлыми клетками с прямыми, слабо утолщенными, погруженными АС. НПС выпуклые или в центральной части слабо вогнутые, с мелкоморщинистой или грубо морщинисто-струйчатой скульптурой.

Складчато-зернистая поверхность (табл. I, 5) отличается клетками неправильной формы, с извилистыми, неутолщенными, вдавленными и плохо различимыми АС. НПС сильно асимметрично-выпуклые, имеют грубо зернисто-складчатую скульптуру.

Неясносетчатая поверхность (табл. I, 10, 11) характеризуется клетками неправильной формы; АС извилистые, погруженные, с нечеткими границами. НПС у одних клеток выпуклые, у других — плоские или вогнутые, частично погруженные и деформированные, что создает сложный рельеф поверхности граней эрема. Скульптура НПС гладкая или струйчато-морщинистая.

Распределение вариантов поверхности эремов среди видов рода *Dracocephalum* сведено в таблицу. Расположение видов в таблице соответствует принятой нами системе (Буданцев, 1993а), согласно которой род подразделяется на 4 подрода — *Dracocephalum*, *Fedtschenkiella* (Kudr.) Schischk., *Ruyschiana* (Mill.) Briq. и *Lallemantia* (Fisch. et Mey.) A. Budantz., выделенных по морфологическим особенностям венчика и тычинок. Виды типового подрода входят в состав 8 секций, которые различаются по совокупности признаков строения соцветий, прицветников, чашечки, венчика, а также по жизненным формам. Из таблицы видно, что многие виды внутри секций имеют сходные варианты скульптуры эремов. Так, для видов секций *Palmata* A. Budantz. и *Keimodracon* Benth. характерны ямчатая и ячеистая поверхности. Исключение составляет *D. fragile* Turcz. ex Benth. (секция *Palmata*), который имеет ямчато-зернистую поверхность. Этот вид отличается также от остальных видов секции *Palmata* крупными прицветниками и желтым (а не сине-фиолетовым) венчиком. Кроме этого, *D. fragile* относится к полиплоидам ($2n = 72$), в то время как у остальных видов рода диплоидный набор хромосом не превышает 36 (Буданцев и др., 1992). У большинства видов типовой секции, а также у видов подрода *Lallemantia* встречаются неясносетчатые эремы, а у исследованных видов секции *Idiodracon* (за исключением *D. nodulosum* Rupr.) — складчато-зернистые.

Сравнение морфологического разнообразия поверхности эремов у видов родов *Nepeta* и *Dracocephalum* показывает, что для многих видов последнего характерны гладкие эремы со складчато-зернистой и неясносетчатой поверхностями, которые не обнаружены пока у видов рода *Nepeta*. С другой стороны, у исследованных видов рода *Dracocephalum* не встречаются скульптурированные (бородавчатые, бугорчатые или шиповатые) эремы, которые имеются у многих видов рода *Nepeta*. Сетчатая поверхность, распространенная у части видов рода *Nepeta*, встречается также и у некоторых видов рода *Dracocephalum*, в частности у *D. grandiflorum* (секция *Calodracon*), *D. spinulosum* (секция *Dracocephalum*), а также у *D. oblongifolium* (секция *Confertodracon*). Следует отметить, что виды секций *Macronepeta* Benth. рода *Nepeta* (для которых характерны ячеисто-сетчатые эремы) и *Calodracon* рода *Dracocephalum* представляют собой макрофильные линии развития этих родов, имеют сходные по форме чашечку и венчик, разнообразно представлены на юго-западе Китая (в пределах провинций Сычуань и Юньнань) и, по-видимому, наиболее близко стоят к исходным типам не только родов *Nepeta* и *Dracocephalum*, но и, возможно, трибы *Nepeteae* в целом. В отличие от рода *Nepeta* у видов рода *Dracocephalum* разнообразие скульптуры эремов не сопряжено с географией ареалов, что свидетельствует, вероятно, о более сложной картине взаимосвязи развития и расселения рода в целом и направления морфологических преобразований поверхности эремов.

Подроды, секции, виды	Распространение	Поверхность эремов
Подрод <i>Dracocephalum</i>		
Секция <i>Sinodracon</i> C. Y. Wu et W. T. Wang		
<i>D. tanguticum</i> Maxim.	Китай (центр., юго-зап.)	Складчато-зернистая
Секция <i>Calodracon</i> Benth.		
<i>D. bullatum</i> Forrest. ex Diels	Китай (Юньнань)	Неясносетчатая
<i>D. rupestre</i> Hance	Китай (центр.)	»
<i>D. grandiflorum</i> L.	Сибирь (юг), Казахстан (вост.), Тянь-Шань, Монголия, Китай	Сетчатая
<i>D. imberbe</i> Bunge	Сибирь (юг), Казахстан (вост.), Тянь-Шань, Памиро-Алай, Монголия, Китай	Ячеистая
Секция <i>Palmata</i> A. Budantz.		
<i>D. multicolor</i> Kom.	Дальн. Восток	Ямчатая
<i>D. stellerianum</i> Hiltebr.	Сибирь, Дальн. Восток	»
<i>D. palmatum</i> Steph.	Вост. Сибирь, Дальн. Восток	Ячеистая
<i>D. fragile</i> Turcz. ex Benth.	Сибирь (юг), Монголия	Ямчато-зернистая
Секция <i>Confertodracon</i> A. Budantz.		
<i>D. oblongifolium</i> Regel	Тянь-Шань, Памиро-Алай	Сетчатая
<i>D. scrobiculatum</i> Regel	Памиро-Алай	Неясносетчатая
Секция <i>Keimodracon</i> Benth.		
<i>D. pinnatum</i> L.	Сибирь (юг)	Ямчатая
<i>D. organoides</i> Steph.	Сибирь, Казахстан (вост., юг), Монголия, Китай (зап.)	Ячеистая
<i>D. paulsenii</i> Briq.	Казахстан (вост.), Тянь-Шань, Памиро-Алай, Афганистан, Пакистан, Монголия (зап.), Китай (зап.)	»
<i>D. botryoides</i> Stev.	Кавказ	»
Секция <i>Idiodracon</i> (Briq.) C. Y. Wu et W. T. Wang		
<i>D. nutans</i> L.	От Центр. Европы до Дальн. Востока	Складчато-зернистая
<i>D. fruticosum</i> Steph.	Сибирь (юг), Монголия, Китай (центр.)	»
<i>D. nodulosum</i> Rupr.	Тянь-Шань, Памиро-Алай, Китай (зап.)	Неясносетчатая
<i>D. integrifolium</i> Bunge	Алатай, Казахстан (вост.), Тянь-Шань, Памиро-Алай, Монголия (зап.), Китай (зап.)	Складчато-зернистая
Секция <i>Dracocephalum</i>		
<i>D. foetidum</i> Bunge	Сибирь (юг), Монголия	Неясносетчатая
<i>D. bipinnatum</i> Rupr.	Тянь-Шань, Памиро-Алай, Китай (зап.)	»
<i>D. diversifolium</i> Rupr.	Тянь-Шань, Памиро-Алай	»
<i>D. heterophyllum</i> Benth.	Тянь-Шань, Памиро-Алай, Афганистан, Гималаи, Китай, Даурия	»
<i>D. spinulosum</i> M. Pop.	Тянь-Шань	Сетчатая
<i>D. subcapitatum</i> (O. Kuntze) Lipsky	Туркмения, Иран	Неясносетчатая
<i>D. komarovii</i> Lipsky	Тянь-Шань, Памиро-Алай	»

Породы, секции, виды	Распространение	Поверхность эремов
Подрод <i>Fedtschenkiella</i> (Kudr.) Schischk.		
<i>D. stamineum</i> Kar. et Kir.	Тянь-Шань, Памиро-Алай, Афганистан, Гималаи, Китай (зап.)	Неясносетчатая
Подрод <i>Ruyschiana</i> (Mill.) Briq.		
<i>D. ruyschiana</i> L.	От Зап. Европы до Приамурья	Сетчатая
<i>D. argunense</i> Fisch. ex Link	Дальн. Восток, Китай (вост.), Монголия (вост.), Корея, Япония	Ячеистая
Подрод <i>Lallemantia</i> (Fisch. et Mey). A. Budantz.		
<i>D. ibericum</i> Bieb.	От Сирии до Туркмении	Неясносетчатая
<i>D. royleanum</i> Benth.	От Сирии до Гималаев	»
<i>D. baldshuanicum</i> (Gontsch.) A. Budantz.	Памиро-Алай, Афганистан, Иран	»

Род *Lophanthus*

Виды рода *Lophanthus* Adans. представляют собой травянистые или полукустарничковые растения, распространенные на сухих каменистых склонах гор Средней и Центральной Азии, Афганистана и Ирана. В составе рода числится 20 видов, образующих 2 секции — *Lophanthus* и *Psilonepeta* (Benth.) A. Budantz., которые различаются по форме чашечки и венчика (Буданцев, 1992а).

У исследованных 10 видов этого рода эремы продолговатые, трехгранные, со сглаженными ребрами, в основании суженные, на верхушке закругленные, голые (табл. II, 8). Рубчик латеральный, дугообразный, с короткими дугами. По характеру поверхности клеток наружной эпидермы перикарпия эремы рода *Lophanthus* могут быть 2 типов — гладкие и скульптурированные.

Среди эремов 1-го типа встречаются эремы с сетчатой поверхностью (табл. II, 9, 10), которая образована изодиаметрическими клетками с прямыми, утолщенными или погруженными АС. НПС плоские или слегка неравномерно вогнутые, имеющие морщинисто-ямчатую или струйчатую скульптуру. Сетчатые эремы характерны для *L. chinensis* Benth., *L. schrenkii* Levin, *L. tschimganicus* Lipsky, *L. subnivalis* Lipsky и *L. schtschurowskianus* (Regel) Lipsky, которые относятся к типовой секции, а также для *L. elegans* (Lipsky) Levin и *L. varzobicus* Kocz. из секции *Psilonepeta*.

Эремы 2-го типа имеют бородавчатую поверхность (табл. II, 7), которая отличается бугорками, слегка приподнятыми над основной плоскостью грани. Верхушка бугорков плоская или вогнутая, а боковые участки сложены рядом радиально вытянутых клеток. Остальные клетки эпидермы изодиаметрические, полигональные; АС прямые, погруженные, без утолщений. НПС плоские или слабо вогнутые, струйчато-морщинистые. Бородавчатые эремы встречаются у некоторых видов секции *Psilonepeta* (*L. ouroumitanensis* (Franch.) Kocz. et Zuker., *L. dschuparensis* (Bornm.) Levin и *L. pinetorum* (Aitch. et Hemsl.) Levin).

По характеру ультраструктуры поверхности эремы видов рода *Lophanthus* наиболее близки к видам рода *Nepeta*, в особенности к видам секций *Brachystegiae* (Pojark.) A. Budantz. (*N. glutinosa* Benth.) и *Macronepeta* Benth., для которых характерна гладкая (сетчатая) поверхность эремов, а также к представителям секции *Sparthonepeta*, которые отличаются бородавчатыми эремами. Близость этих родов дополняется также сходными жизненными формами, чашечкой и числом хромосом (Буданцев и др., 1992). В то же время род *Lophanthus* отличается

от *Nepeta* скрученной трубкой венчика, в результате чего его губы перевернуты на 180°, и волосистым кольцом внутри трубки чашечки.

Род *Agastache*

Род *Agastache* Clayt. ex Gron. наиболее разнообразно представлен в степных, полупустынных и пустынных районах Северной Америки — от центральных районов Канады до Мексиканского нагорья. Один вид (*A. rugosa* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze) встречается в Восточной Азии. Виды рода *Agastache* рассматриваются в составе 2 секций — *Agastache* и *Brittonastrum* (Briq.) Lint et Epling, выделенных на основании морфологических различий в строении венчика и тычинок (Lint, Epling, 1945; Sanders, 1987; Буданцев, 1993а). Из 22 видов, составляющих этот род, карпологическому исследованию было подвергнуто 10 видов.

Эремы продолговатой или эллиптической формы, на обоих концах одинаково закругленные, трехгранные, с хорошо заметными ребрами в основании. Рубчик латеральный, округлый, продолговатый или (реже) треугольный, окруженный складкой перикарпия (табл. II, 1, 6). Одной из характерных особенностей эремов видов рода *Agastache* является опушенность дистальных участков простыми жесткими волосками. Размеры волосков по направлению к основанию эремов постепенно уменьшаются (табл. II, 1). В центральной части эремы имеют сетчатую поверхность (табл. II, 2—4). Клетки эпидермы изодиаметрические или продолговатые, округлые или полигональные, с прямыми или извилистыми, слабо утолщенными АС. НПС выпуклые или плоские, складчато-морщинистые (табл. II, 3, 4) или мелкозернистые (табл. II, 2). Сетчатую поверхность имеют эремы видов, относящихся как к типовой секции (*A. rugosa*, *A. nepetoides* (Nutt.) Britton, *A. urticifolia* (Benth.) O. Kuntze), так и к секции *Brittonastrum* (*A. mexicana* (Humboldt, Bonpland et Kunth) Lint et Epling, *A. pallida* (Lindl.) Cory, *A. pringlei* (Briq.) Lint et Epling, *A. pallidiflora* (Heller) Rydberg, *A. micrantha* (A. Gray) Wootton et Standley, *A. wrightii* (Greenman) Wootton et Standley). Исключение составляет *A. aurantiaca* (A. Gray) Lint et Epling (секция *Brittonastrum*), поверхность эремов которого в центральной части по всем граням покрыта папиллами (табл. II, 5, 6).

Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Agastache* подтверждают целесообразность включения в его состав рода *Brittonastrum* Briq., а детали скульптуры эремов могут иметь таксономическое значение при различении некоторых видов. По характеру поверхности эремов исследованные виды рода *Agastache* относительно близки к видам родов *Lophanthus* и *Nepeta* с гладкими эремами. Близость *Nepeta* и *Agastache* подтверждается также сходными формами чашечки и венчика, а также числом хромосом, кратным 9 (Sanders, 1987; Буданцев и др., 1992). Однако некоторые морфологические особенности *Agastache*, такие как параллельные гнезда пыльников, расхождение задних и передних тычинок, из которых задняя пара наклонена вперед, а передняя — восходящая (в отличие от *Nepeta* и *Lophanthus*, у которых обе пары тычинок параллельные, восходящие под верхней губой венчика), что характерно для видов секции *Agastache*, опушенные верхушки эремов, что не свойственно видам *Lophanthus* и распространено лишь у некоторых видов рода *Nepeta* (Буданцев, 1993б), свидетельствуют о большей степени обособленности рода *Agastache* от остальных родов трибы *Nepeteae*, родственных *Nepeta*.

Род *Hymenocrater*

Род *Hymenocrater* Fisch. et Mey. представлен 9 видами (Буданцев, 1992б), распространенными от Ирака до Пакистана, включая Южное Закавказье, Копетдаг и юг Средней Азии. Виды этого рода относятся к полукустарничкам или многолетним травам, произрастающим на сухих склонах среднегорий.

У исследованных нами 4 видов эремы продолговатые, в основании суженные, на верхушке закругленные, голые, с дугообразным латеральным рубчиком (табл. II, 13). По характеру поверхности эремы гладкие или скульптурированные.

Поверхность гладких (сетчатых) эремов (табл. II, 11) образована продолговатыми или изодиаметрическими, полигональными или округлыми, часто сдвоенными или парными клетками с прямыми АС, лишенными утолщений, и плоскими или слегка вогнутыми НПС, имеющими гладкую или мелко-морщинистую скульптуру. Сетчатые эремы встречаются у *H. elegans* Bunge, *H. sessilifolius* Benth. и *H. longiflorus* Benth.

Скульптурированные (бугорчатые) эремы (табл. II, 12, 13), характерные для *H. bituminosus* Fisch. et Mey., отличаются бугорками с плоской верхушкой, составленными несколькими рядами продолговатых клеток. Все клетки наружной эпидермы перикарпия, окружающие бугорки, округлые; АС утолщенные, прямые. НПС выпуклые, складчато-морщинистые.

От остальных родов трибы *Nepeteae* виды рода *Hymenocrater* отличаются разрастающимися долями чашечки, которая к концу цветения становится воронковидной или почти колесовидной. По форме венчика (для некоторых видов рода *Hymenocrater* характерна скрученность его трубки), наличию кольца волосков внутри трубки чашечки виды рода *Hymenocrater* близки к представителям рода *Lophanthus*, а по скульптуре эремов — к видам рода *Nepeta*.

Род *Meehania*

Род *Meehania* Britton ex Small et Vail. (6 видов) ограничен восточными и юго-восточными районами Китая, Приморьем и Японией, где его виды входят в состав лесной растительности. Один вид — *M. cordata* (Nutt.) Britton ex Small — встречается на востоке США (Буданцев, 1992б).

У исследованных видов *M. urticifolia* (Miq.) Makino и *M. pinfaensis* (Levl.) Sun ex C. Y. Wu эремы от почти округлых до эллиптических, в сечении округло-трехгранные, в основании с перетяжкой, отделяющей чехолообразную окантовку, которая скрывает округлый базальный рубчик (табл. III, 1). Эремы по всей поверхности опушены мягкими простыми оттопыренными волосками. Поверхность эремов гладкая, опушенно-сетчатая (табл. III, 2). Клетки эпидермы изодиаметрические или неправильной формы; АС слабо утолщенные, прямые. НПС плоские, вогнутые или вытянутые в волосок. Скульптура НПС мелко-морщинистая.

По форме чашечки и венчика род *Meehania* близок к крупноцветковым группам родов *Nepeta* (секция *Macronepeta*) и *Dracocephalum* (секция *Calodracon*), ареалы которых также охватывают юг Китая. Однако по форме эремов, расположению рубчика, их опушению и скульптуре эремов этот род довольно резко отличается от представителей *Nepeta* и *Dracocephalum*.

Род *Glechoma*

К роду *Glechoma* L. относятся 4 вида, распространенных в широколиственных лесах и степях Евразии (Буданцев, 1992б). Виды этого рода представляют собой многолетние травы, образующие ползучие и укореняющиеся в узлах побеги.

Поверхность эремов изучалась у *G. hederacea* L. и *G. longituba* (Nakai) Kupr. Эремы продолговатые, к основанию слегка уплощенные, на верхушке закругленные, рубчик округлый или эллиптический, базальный, окруженный валиком перикарпия (табл. III, 7). Эремы гладкие. Поверхность эремов сетчато-петлевидная (табл. III, 8), для которой характерны изодиаметрические полигональные клетки со слабо утолщенными или лишенными утолщений, прямыми, плохо

различимыми АС и воронковидно вогнутыми НПС, имеющими струйчато-морщинистую скульптуру. Среди них встречаются группы слегка приподнятых мелких округлых клеток (?) с более сильно утолщенными АС, образующие короткие цепочки или розетки, наиболее часто встречающиеся в основании эремов.

Относительная близость родов *Glechoma* и *Meehania*, которая проявляется при сравнении их жизненных форм (некоторые виды последнего также имеют стелющиеся и укореняющиеся побеги), соцветий (у большинства представителей этих родов генеративная сфера побегов не отграничена от вегетативной, поскольку дихазии располагаются в пазухах нижних, средних и верхних стеблевых листьев), подкрепляется характерными для них базальными округлыми рубчиками эремов. Однако по морфологическим особенностям эремов и по деталям скульптуры их поверхности роды *Glechoma* и *Meehania* остаются довольно резко обособленными.

Род *Schizonepeta*

К роду *Schizonepeta* (Benth.) Briq. относятся 3 вида, распространенных на юге Сибири, в Монголии, Китае и в Кашмире, которые произрастают на сухих степных, лесостепных и каменистых склонах (Буданцев, 1993а).

У видов этого рода эремы удлинненно-эллиптические, со сглаженными ребрами, которые наиболее четко выражены в нижней части эремов. На верхушке эремы туповатые или закругленные, в основании боковые грани слабо уплощенные и вогнутые, рубчик округлый, с небольшой выемкой на верхушке (табл. III, 4). Эремы гладкие; их поверхность неясносетчатая (табл. III, 3), клетки эпидермы неправильной формы, с неясными границами из-за толстого слоя кутина, на поверхности которого различаются струйчатые образования; АС погруженные, извилистые. НПС у части клеток выпуклые, складчато-ямчатые, у других клеток плоские или слабо вогнутые, деформированные.

Относительно сходная поверхность эремов встречается у видов рода *Dracocephalum* из типовой секции и из подрода *Lallemantia*. Наиболее близок к этому роду вид *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk., который имеет резко двугубую чашечку, характерную для видов рода *Dracocephalum* из секции *Dracocephalum*. Тем не менее род *Schizonepeta* отличается от рода *Dracocephalum* гнездами пыльников, расходящимися под прямым углом (а не под углом 180°), и тычинками, из которых задняя пара восходящая под верхней губой венчика, а передняя наклонена вперед.

Род *Cedronella*

Род *Cedronella* Moench с единственным видом — *C. canariensis* (L.) Webb. et Berth. — встречается в вечнозеленых лавровых лесах Канарских о-вов и о-ва Мадейра. По форме листьев и чашечки он довольно резко отличается от остальных родов трибы *Nepeteae*. Набор оригинальных признаков *C. canariensis* дополняется также и особенностями его плодов.

Эремы у этого вида эллиптические, на обоих концах закругленные, трехгранные, с хорошо развитыми ребрами. Рубчик латеральный, округлый (табл. III, 10). Поверхность адаксиальных граней и верхушка эремов усажены пельтатными железками, аналогичными по форме эфиромасличным железкам листьев и цветков. Эремы гладкие, с ячеистой поверхностью (табл. III, 9). Клетки наружного слоя перикарпия изодиаметрические, полигональные; АС утолщенные, прямые или слегка извилистые. НПС вогнутые, со складчато-морщинистой скульптурой.

По характеру ультраструктуры поверхности эремов *C. canariensis* близок к роду *Dracosephalum*, но отличается от него наличием пельтатных железок и округлым рубчиком. С этим родом род *Cedronella* сближается также по форме венчика и числу хромосом (Буданцев и др., 1992). Однако совокупность таких признаков, как параллельные гнезда пыльников, тройчатые листья, зубцы чашечки с трехгранными остроконечиями, делает род *Cedronella* обособленным в трибе *Nepeteae*.

Род *Drepanocaryum*

В основу выделения монотипного среднеазиатского рода *Drepanocaryum* Pojark. были положены признаки строения его плодов. Эремы серповидно изогнутые, в сечении округлые, в основании суженные, на верхушке закругленные. Рубчик продолговатый, дугообразный, занимающий 2/3 вогнутой адаксиальной плоскости (табл. III, 5). Поверхность эремов относится к скульптурированному типу (табл. III, 6). Куполообразные бугорки, представляющие собой, по-видимому, устьица, образованы крупными продолговатыми дольчатыми клетками. По нашим наблюдениям, они остаются сомкнутыми на верхушке в сухом состоянии эремов и расходятся во влажной среде, способствуя выделению слизи, обволакивающей доли плода. Окружающие бугорки клетки изодиаметрические, полигональные; АС прямые, утолщенные. НПС асимметрично вогнутые, мелкоморщинистые.

Несмотря на своеобразие формы эремов у *D. sewerzowii* (Regel) Pojark., этот вид по типу их поверхности, форме чашечки, венчика, характеру соцветия, а также по признакам вегетативных органов близок к видам рода *Nepeta*, входящим в состав секции *Micranthae* (Boiss.) Pojark. В связи с этим выделение рода *Drepanocaryum* в самостоятельное монотипное подсем. *Drepanocaryoideae* Pojark., основанное на морфологических признаках эремов (Пояркова, 1954), по нашему мнению, вряд ли оправдано.

Таким образом, на основании сравнительно-морфологического изучения эремов представителей трибы *Nepeteae* можно сделать следующие выводы. Большая часть исследованных родов обладает специфическими особенностями формы и ультраструктуры поверхности долей плодов, что является подтверждением справедливости использования карпологических признаков в их систематике. (Отсутствие материала не позволило нам исследовать плоды олиготипного гималайско-тибетского рода *Marmoritis* Benth., входящего в трибу *Nepeteae*). Вместе с тем внутри этой трибы выделяются 3 группы родов, виды которых имеют морфологически сходные типы и варианты поверхности эремов в сочетании с набором других морфологических признаков вегетативных и генеративных органов. 1-ю наиболее крупную группу составляют роды *Nepeta*, *Drepanocaryum*, *Lophanthus*, *Hymenocrater* и *Agastache*. Виды этих родов представляют собой стержнекорневые или длиннокорневищные многолетние или однолетние травы либо полукустарнички с цельными листьями и разнообразными по форме кистевидными или колосовидными соцветиями, правильной, неясно двугубой, реже резко двугубой чашечкой без желваков в основании зубцов, эремами с латеральным рубчиком и гладкой или скульптурированной поверхностью. У этих родов наиболее часто встречаются основные числа хромосом, кратные 9 или 8. В Старом Свете роды этой группы наиболее богато представлены в степных, полупустынных и (реже) в лесных группировках растительности среднегорий, а также в высокогорьях Средиземноморья, Иранского нагорья, Средней Азии, Гиндукуша, Западных Гималаев и Юго-Западного Китая. Слабая географическая и экологическая изоляция большинства ее родов, а также широко распространенные процессы межвидовой гибридизации в значительной степени способствовали развитию полиморфных комплексов, особенно характерных для рода *Nepeta*, а также существованию переходных групп, в некоторой степени размывающих границы как групп родственных видов, так и родов в целом.

Род *Dracocephalum* является ядром 2-й группы, куда входят также роды *Schizonepeta* и, вероятно, *Cedronella*. Виды этой группы родов также относятся к травянистым растениям, реже к полукустарничкам с более или менее плотными колосовидными соцветиями, с неясно двугубой или резко двугубой чашечкой, имеющей желваки в основании ее зубцов. Для этих родов характерны гладкие эремы с латеральным рубчиком и ячеисто-ямчатой, неясносетчатой или зернисто-складчатой скульптурой, а также основные числа хромосом, кратные 5, 6 и 7. В отличие от предыдущей группы многие виды рода *Dracocephalum*, а также виды *Schizonepeta* и *Cedronella* имеют рассеченные листовые пластинки (хотя среди *Dracocephalum* встречаются виды с цельнокрайними листьями, но при этом, как правило, с остисто-зубчатыми прицветниками). Эта группа родов в меньшей степени характерна для Средиземноморья (исключение составляет род *Cedronella*), но имеет мощные очаги видового разнообразия в высокогорьях Сибири, Средней, Центральной и Восточной Азии. Внутри рода *Dracocephalum* в отличие от родов, близких к *Nepeta*, хорошо прослеживается морфологическая (что подтверждается также карпологическими данными) и географическая обособленность большинства видов при практически полном отсутствии гибридизационных процессов.

К наиболее характерным морфологическим особенностям 3-й группы, представленной неморальными и восточноазиатскими по происхождению родами *Meehania* и *Glechoma*, относятся жизненные формы (короткокорневищные травы с восходящими, часто в узлах укореняющимися побегами); диहाзии, расположенные в пазухах стеблевых листьев; эремы с базальным округлым рубчиком, окруженным оторочкой или валиком перикарпия.

Можно предполагать, что выделенные группы родов представляют собой ветви развития трибы *Nepeteae*, дифференциация которых произошла на ранних этапах ее эволюции.

Выражаю благодарность инженерам кабинета сканирующей электронной микроскопии Н. В. Ченцовой и Л. А. Карцевой за помощь в осуществлении этих исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буданцев А. Л. Система и конспект рода *Lophanthus* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 9. С. 69—77. — Буданцев А. Л. Конспект трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*). Роды *Meehania*, *Glechoma*, *Drepanocaryum*, *Marmoritis* и *Hymenocrater* // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 12. С. 118—128. — Буданцев А. Л. Конспект трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*). Роды *Lophanthus*, *Agastache*, *Dracocephalum*, *Cedronella* и *Schizonepeta* // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 2. С. 106—115. — Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 4. С. 80—87. — Буданцев А. Л., Земскова Е. А., Семичева Т. Г. Числа хромосом трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*) и некоторые вопросы систематики // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 13—24. — Полякова А. И. Подсемейство *Drepanocaryoideae* Pojark. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 227—231. — Lint H., Epling C. A revision of *Agastache* // Amer. Midl. Natural. 1945. Vol. 33. N 1. P. 207—230. — Sanders R. Taxonomy of *Agastache* section *Brittonastrum* (*Lamiaceae*—*Nepeteae*) // Syst. Bot. Monogr. 1987. Vol. 15. P. 1—92.

А. И. Чернодубов

ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PINUS* (*PINACEAE*)

A. I. CHERNODUBOV. THE CHEMOTAXONOMICAL STUDY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *PINUS* (*PINACEAE*)

Рассмотрена систематика некоторых видов рода *Pinus*. Проведено хемотаксономическое исследование с использованием в качестве маркера состава эфирных масел из хвои. Приведена дендрограмма, где отображена связь различных видов и других таксонов *Pinus*.

В роде *Pinus* L. насчитывается около 100 видов (Деревья..., 1949; Дендрофлора Кавказа, 1959; Mirov, 1967), которые широко используются в хозяйственной деятельности и культивируются. Ни один из родов сем. *Pinaceae* не подвергался такому детальному таксономическому изучению и многочисленным ревизиям, как род *Pinus*. При этом широко использовались как классические морфолого-географические признаки, так и данные цитозембриологии, кариологии, анатомии, физиологии. Большие возможности для систематики хвойных открывает метод хемотаксономии (Федоров, Пименов, 1967, 1970; Пименов, Борисова, 1987) с использованием состава терпенов (Mirov, 1961; Чудный, 1981) и экстрактивных веществ (Эрдтман, 1959). E. Rudloff (1975) доказал, что состав эфирных масел хвои североамериканских хвойных можно использовать как показатель для разграничения видов и подвидов.

В процессе эволюционного развития рода *Pinus* ученые дифференцировали его виды на подвиды, экотипы, многие из которых до сих пор являются спорными. К таким спорным видам, подвидам и экотипам относятся следующие:

- 1) сосна меловая *Pinus cretacea* Kalenicz. (Лыпа, 1955; Кондратюк, 1960; Доронин, 1973) по отношению к сосне обыкновенной *P. sylvestris* L. (Козо-Полянский, 1931; Комаров, 1934; Сукачев, 1938; Мильков, 1959; Правдин, 1964);
- 2) сосна Сосновского *P. sosnowskyi* Nakai (Шишниншвили, 1967, 1968; Магомедмирзаев, 1968) по отношению к сосне обыкновенной (подвид — крючковатая) *P. sylvestris* L. subsp. *hamata* (Stev.) Fomin (Правдин, 1964);
- 3) сосна Сосновского *P. sosnowskyi* Nakai по отношению к сосне Коха *P. kochiana* Klotzsch (Малеев, 1949);
- 4) сосна пицундская *P. pityusa* Stev. (Колесников, 1963) по отношению к сосне Станкевича *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin (Станкевич, 1908; Фомин, 1914; Каппер, 1954) и сосне эльдарской *P. eldarica* Medw. (Медведев, 1902; Сафаров, 1970);
- 5) сосна крымская *P. pallasiana* D. Don (Каппер, 1954; Бобров, 1978) по отношению к сосне черной *P. nigra* Arnold (Arbez, Miller, 1971).

Кедровый стланик *P. pumila* (Pall.) Regel ранее принимали за экологическую форму *P. sibirica* Du Tour, но детальное его изучение (Тихомиров, 1949; Гроссет, 1959) показало, что это самостоятельный вид. Не до конца выяснены таксономические отношения *P. cembra* L., *P. sibirica* Du Tour, *P. koraiensis* Siebold et Zucc. Выдвинута гипотеза о гибридном происхождении сосны погребальной *P. funebris* Kom. (Бобров, 1978).

Нами была сделана попытка использовать данные по качественному составу и количественному содержанию компонентов монотерпеновой фракции эфирных масел из хвои для решения вопросов систематики некоторых видов рода *Pinus* L.

Данные об объектах исследований приведены в табл. 1.

Заготовку хвои производили в осенний период (IX—XI), когда наиболее стабилен состав эфирных масел (Чернодубов, 1978). Хвою измельчали до

ТАБЛИЦА 1

Исследованные виды, подвиды и разновидности рода *Pinus*

Виды, подвиды и разновидности	Происхождение материала	Категория насаждений	Высота, м над ур. м.	Объем вы- борки, шт.
<i>P. sosnowskyi</i> Nakai	Грузия, Ахалцхский лесхоз	Естественные	1500—1600	15
<i>P. sosnowskyi</i> Nakai var. <i>kochiana</i> Klotzsch	Грузия, Ахалцхский лесхоз	*	2200—2500	15
<i>P. eldarica</i> Medw.	Азербайджан, Гек-Гельский заповедник	*	450—600	15
<i>P. pityusa</i> Stev.	Абхазия, Пицунда-Мюссерский заповедник	*	300	15
<i>P. pityusa</i> Stev. var. <i>stankewiczii</i> (Sukacz.) Fomin	Крым, Судакский лесхозаг	*	300	15
<i>P. nigra</i> Arnold subsp. <i>nigricans</i> Arnold	Липецкая обл., Лесостепная ЛОС	Культуры	80	10
<i>P. nigra</i> Arnold subsp. <i>pallasiata</i> (D. Don) Holmboe	Крым, Ялтинский горно-лесной заповедник	Естественные	600—800	40
<i>P. nugo</i> Turra	Украина, Карпаты	*	1100—1200	30
<i>P. funebris</i> Kom.	Россия, Ботанический сад ДВНЦ РАН	Культуры	400	10
<i>P. cembra</i> L.	Украина, Карпаты	Естественные	1100—1200	30
<i>P. sibirica</i> Du Tour	Липецкая обл., Лесостепная ЛОС	Культуры	80	10
<i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc.	То же	*	80	10
<i>P. pumila</i> (Pall.) Regel	* » *	*	80	10
<i>P. sylvestris</i> L. var. <i>cretacea</i> Kalenicz.	Украина, Донецкая обл., Славянский лес-хозаг	Естественные	100	29
	Россия, Белгородская обл., Шебекинский и Ново-Оскольский лесхозы	*	100	40
	Саратовская обл., Хвалынский лесхоз	*	150	28
	Самарская обл., Жигулевский заповедник	*	250	30
	Воронежская обл., Воронежский лесхоз (50 географических пунктов)	Географические культуры	50	Более 2500
<i>P. sylvestris</i> L.	Украина: Черкасский, Новомосковский, Кременский боры	Естественные	50—100	Более 500
	Литва, Латвия, Эстония	*		
	Россия: Воронежская обл., Хреновской и Усманский боры; Смоленская обл., Красный бор; Архангельская обл., Онежский и Вельский лесхозы; Мурманская обл., Печенгский лесхоз	*		

ТАБЛИЦА 2

Качественный состав и средние данные по количественному содержанию основных компонентов монотерпеновой фракции эфирных масел из хвои некоторых видов рода *Pinus* (*Pinaceae*)

Виды	Компоненты							
	α -пинен	камфен	β -пинен	Δ^3 -ка- рен+мирцен	лимонен	β -фелланд- рен	терпино- лен	прочие угле- водороды
<i>P. sosnowskyi</i>	47.1	13.0	15.4	16.2	2.7	1.9	1.6	2.1
<i>P. sosnowskyi</i> var. <i>kochiana</i>	45.0	13.2	12.2	19.0	3.2	1.3	1.5	4.6
<i>P. eldarica</i>	56.2	6.0	17.0	8.4	5.3	4.9	0.2	2.0
<i>P. pityusa</i>	29.5	4.5	49.5	6.4	4.9	2.5	0.7	2.0
<i>P. pityusa</i> var. <i>stankewiczii</i>	30.5	4.9	48.5	4.0	5.9	4.2	0.7	1.3
<i>P. nigra</i> subsp. <i>nigricans</i>	72.1	8.4	10.8	3.5	2.2	2.1	0.2	0.7
<i>P. nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i>	73.8	9.2	4.7	3.5	3.4	2.4	0.2	2.8
<i>P. mugo</i>	43.9	7.5	5.9	33.5	2.5	3.5	2.1	1.1
<i>P. funebris</i>	40.0	7.6	5.0	4.7	5.1	33.4	0.1	4.1
<i>P. cembra</i>	60.9	7.4	7.7	3.7	6.8	12.9	0.1	0.5
<i>P. sibirica</i>	25.6	3.2	14.2	28.1	0.1	4.6	0.1	24.1
<i>P. koraiensis</i>	77.4	5.3	3.8	5.0	3.2	1.5	0.4	3.4
<i>P. pumila</i>	53.0	12.2	2.9	10.6	7.2	5.8	0.5	7.7
<i>P. sylvestris</i> var. <i>cre-tacea</i>	63.0	8.4	9.8	7.8	3.5	2.0	2.7	2.8
<i>P. sylvestris</i>	51.6	8.0	7.0	14.3	3.1	1.8	2.7	11.5

Примечание. Прочие углеводороды: трициклен, γ -терпинен, 1.8-цинеол, α -терпинен, п-цимол.

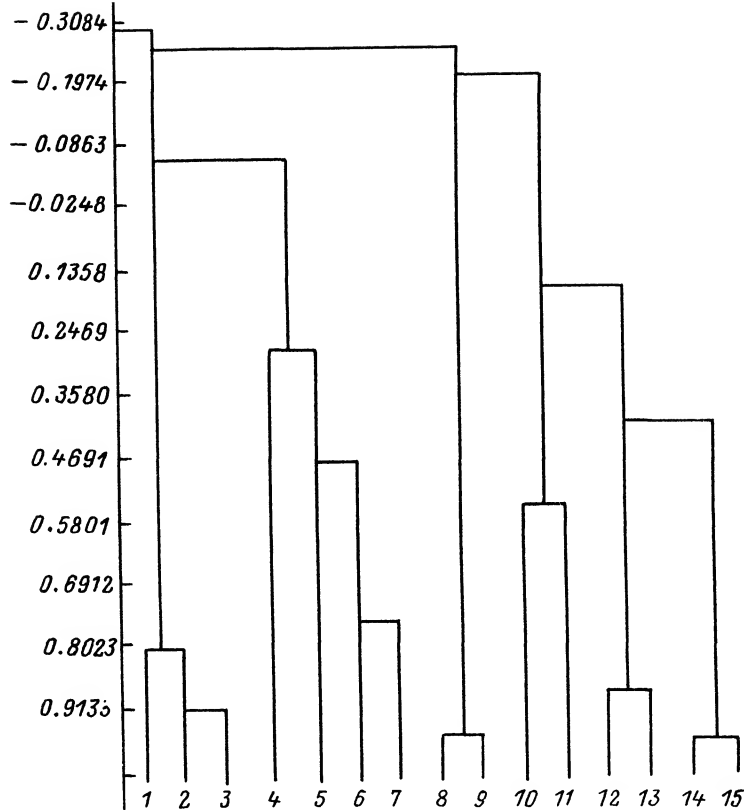
размеров 0.1—0.5 см, образец помещали в стеклянную колбу и производили отгонку эфирного масла в аппарате Клевенджера в течение 3 ч при температуре +96 °C.

Полученное масло отстаивалось, измерялся его объем. До анализа эфирное масло хранилось в холодильнике в запаянных стеклянных ампулах. Состав эфирного масла устанавливали методом газо-жидкостной хроматографии (Чернодубов и др., 1976; Колесникова и др., 1977; Чернодубов, Дерюжкин, 1990).

В монотерпеновой фракции эфирных масел из хвои обнаружено 13 химических соединений, количественное содержание которых подвержено большой изменчивости (табл. 2). Затем мы попытались использовать кластерный анализ (Крамбейн и др., 1973) основных компонентов в качестве признаков для таксономического исследования. Результаты представлены в виде дендрограммы на рисунке.

Из данных табл. 2 и рисунка видно, что наибольший уровень сходства (0.974) имеют *P. sosnowskyi* и его экотип *P. sosnowskyi* var. *kochiana*, который произрастает в небольшом урочище на Чоборотской возвышенности на высоте 2200—2500 м над ур. м., хотя В. П. Малеев (1949) считает этот экотип самостоятельным видом. В то же время Л. Ф. Правдин (1964) принял *P. sosnowskyi* в ранге подвида — *P. sylvestris* L. subsp. *hamata* (Stev.) Fomin, однако *P. sosnowskyi* по сравнению с *P. sylvestris* имеет более низкое содержание α -пинена и в 2 раза более высокое содержание β -пинена. Ю. А. Акимов и С. И. Кузнецов (1974), изучая состав эфирного масла у *P. sylvestris* subsp. *hamata*, также пришли к выводу о самостоятельности этого вида сосны.

Высокий уровень сходства установлен между *P. pityusa* Stev. и *P. pityusa* Stev. var. *stankewiczii* (Sukacz.) Fomin, которая, по-видимому, является климатическим типом или изолированной популяцией *P. pityusa* Stev. В. М. Станкевич (1908), касаясь истории развития сосны пицундской и сосны Станкевича, связал ее с тем, что Крымский п-ов ранее составлял единое целое с Кавказом,



Дендрограмма сходства некоторых сосен по составу монотерпеновой фракции эфирных масел из хвои.

1 — *Pinus koraiensis*, 2 — *P. nigra* subsp. *pallasiana*, 3 — *P. nigra* subsp. *nigricans*, 4 — *P. funebris*, 5 — *P. pumila*, 6 — *P. cembra*, 7 — *P. eldarica*, 8 — *P. pityusa* var. *stankewiczii*, 9 — *P. pityusa*, 10 — *P. sibirica*, 11 — *P. mugo*, 12 — *P. sylvestris*, 13 — *P. sylvestris* var. *cretacea*, 14 — *P. sosnowskyi* var. *kochiana*, 15 — *P. sosnowskyi*. По оси ординат — уровень сходства.

но вследствие геологических изменений и разобщения Крыма и Кавказа изменились условия произрастания сосны *P. pityusa* Stev., имевшей ранее сплошной ареал, что привело к изменению морфологических признаков, послужившему поводом для выделения в самостоятельный вид *P. stankewiczii*. По мнению Е. В. Вульфа (1927), эти виды произошли от одного общего предка — третичной сосны *P. sarmatica*, ископаемые остатки которой найдены в сарматских отложениях Керченского п-ова.

Ю. А. Акимов и Ю. К. Подгорный (1973), изучая изменчивость эфирных масел *P. stankewiczii* в Крыму и *P. pityusa* на Кавказе, пришли к выводу, что они относятся к одному виду — *P. pityusa* Stev.

Эфирное масло у *P. eldarica* имеет свои особенности и отличается от состава у *P. pityusa*, хотя некоторые авторы (Вульф, 1927; Каппер, 1954) считают, что все 3 вида имеют одного общего предка.

P. nigra Arnold имеет огромный ареал и произрастает в различных почвенно-климатических условиях, причем этот вид характеризуется большим разнообразием морфологических форм. В настоящее время он подразделяется на 4 подвиды (Arbez, Miller, 1971): subsp. *clusiana* Loud. (Испания, Пиренеи), subsp. *laricio* Loud. (Корсика, Калабрия, Сицилия), subsp. *nigricans* Arnold (Австрия, Югославия, Италия), subsp. *pallasiana* (D. Don) Holmboe (Турция, Крым, Кипр).

Однако некоторые авторы (Каппер, 1954; Колесников, 1963) рассматривают эти подвиды как самостоятельные виды.

Уровень сходства состава монотерпеновой фракции эфирных масел из хвои *P. nigra* subsp. *nigricans* и *P. nigra* subsp. *pallasiana* равен 0.927, что свидетельствует в пользу гипотезы об их принадлежности к одному виду. Наши данные совпали с данными, полученными М. Arbez с соавт. (1974) при изучении изменчивости монотерпенов *P. nigra* в различных частях его ареала.

P. sylvestris L. и его экотип (эдафотип) *P. sylvestris* L. var. *cretacea* Kalen. имеют уровень сходства 0.879, что также свидетельствует о принадлежности их к одному виду.

Остальные виды сосен имеют низкие (менее 0.850) уровни сходства по составу эфирных масел и являются самостоятельными видами.

В заключение считаю необходимым подчеркнуть, что при выделении таксономических единиц следует учитывать весь комплекс признаков (географических, морфологических, цитозембриологических, кариологических, анатомических, физиолого-биохимических, в том числе состав эфирных масел, изоферментов и т. д.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов Ю. А., Кузнецов С. И. Особенности состава эфирного масла сосны крючковатой // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10. Вып. 3. С. 413—416. — Акимов Ю. А., Подгорный Ю. К. Изменчивость содержания и состава эфирного масла сосны пицундской // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 2. С. 235—242. — Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — Вульф Е. В. Флора Крыма. Т. 1. Ялта, 1927. 256 с. — Гроссет Г. Э. Кедровый стланник // Матер. к изучению и хозяйственному использованию. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 1—143. — Дендрофлора Кавказа. Т. 1. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1959. 406 с. — Деревья и кустарники СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 462 с. — Доронин Ю. А. Меловые боры Среднерусской возвышенности и Донецкого края в связи с проблемами их происхождения и использования при облесении меловых обнажений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1973. 24 с. — Каппер О. Г. Хвойные породы. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1954. 303 с. — Козо-Полянский Б. М. В стране живых ископаемых. М.: Учпедгиз, 1931. 184 с. — Колесников А. И. Сосна пицундская и близкие к ней виды. М.: Гослесбуиздат, 1963. 175 с. — Колесникова Р. Д., Чернодубов А. И., Дерюжкин Р. И., Латыш В. Г. Состав эфирных масел некоторых кавказских и крымских видов сосен // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 2. С. 351—357. — Комаров В. Л. Класс *Coniferales* // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 133—145. — Кондратюк Е. М. Дикорастущие хвойные Украины. Київ: Изд-во КГУ, 1960. 120 с. — Крамбейн У., Кауфман М., Мак-Кеммон Р. Модели геологических процессов. М.: Мир, 1973. 150 с. — Лыпа А. П. Определитель деревьев и кустарников. Т. 1. Киев: Изд-во КГУ, 1955. 299 с. — Магомедмирзаев М. М. Об изменчивости сосны в условиях Центрального Дагестана // Лесоведение. 1968. № 1. С. 65—71. — Малеев В. П. Сосна // Деревья и кустарники СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 184—191. — Медведев Я. С. Эльдарская сосна // Тр. Тифлисс. бот. сада. 1902. Т. 4. № 2. С. 46—52. — Мильков Ф. И. Загадка меловых боров. М.: Географгиз, 1959. 37 с. — Пименов М. Г., Борисова Л. Ф. Хемосистематика // Совр. методы сист. высш. раст. 1987. Т. 6. Вып. 1. С. 7—95. — Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 191 с. — Сафаров И. С. Систематическое положение и внутривидовая изменчивость сосны эльдарской (*Pinus eldarica* Medw.) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 1. С. 42—53. — Станкевич В. М. Из лесов горного Крыма // Изв. Лесного ин-та. 1908. Т. 17. С. 1—250. — Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1938. 574 с. — Тихомиров Б. А. Кедровый стланник, его биология и использование. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 146 с. — Федоров Ал. А., Пименов М. Г. Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Сообщение 1. // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 1. С. 3—16. — Федоров Ал. А., Пименов М. Г. Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Сообщение 2. // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6. Вып. 1. С. 17—29. — Фомин А. В. К систематике крымско-кавказских видов и подвидов рода *Pinus* // Вест. Тифлисс. бот. сада. 1914. Т. 34. С. 141—168. — Чернодубов А. И. Изменчивость состава эфирного масла и ее значение для селекции и семеноводства сосны в ЦЧО: Автореф. дис. ... канд. с.-хоз. наук. Воронеж, 1978. 24 с. — Чернодубов А. И., Колесникова Р. Д.,

Дерюжкин Р. И. Некоторые особенности эфирного масла подвидов сосны обыкновенной // Лесной журн. 1976. № 5. С. 93—97. — Чернодубов А. И., Дерюжкин Р. И. Эфирные масла сосны. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1990. 112 с. — Чудный А. В. Исследование полиморфизма сосны обыкновенной (на примере биосинтеза монотерпенов): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1981. 38 с. — Шишиниашвили Р. М. Изменчивость морфологических признаков сосны Сосновского // Тр. Тбилисс. ин-та леса. 1967. Т. 17. С. 339—356. — Шишиниашвили Р. М. Внутривидовая изменчивость сосны Сосновского: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1968. 25 с. — Эрдтман Х. Органическая химия и таксономия хвойных // Перспективы развития органической химии. М.: Мир, 1959. С. 316—342. — Arbez M., Miller C. Contribution à l'étude la variabilite géographique de *Pinus nigra* // Ann. Sci. Forest. 1971. Vol. 28. N 1. P. 23—49. — Arbez M., Miller C., Bernard-Dagon C., Fillon Ch. Variabilite intraspecific monoterpenes de *Pinus nigra* Arn. bilan des premiers resultates // Ann. Sci. Forest. 1974. Vol. 31. N 1. P. 57—70. — Mirov N. T. Composition of gum turpentine of *Pinus*. USA, 1961. (Tech. Bull. N 1239). 158 p. — Mirov N. T. The genus *Pinus*. N. Y.: The Ronald Press Co., 1967. 602 p. — Rudloff E. Volatile leaf oil analysis in chemosystematic studies of North American conifers // Biochem. Syst. Ecol. 1975. Vol. 2. N 3. P. 131—167.

Центральный НИИ лесной генетики и селекции
Воронеж

Получено 18 XII 1991

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ
И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.682 (479)

© 1993

А. Д. Михеев

ОБЗОР ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PAPAVERACEAE* ФЛОРЫ КAVKAZAA. D. MIKHEYEV. THE SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE FAMILY *PAPAVERACEAE* FROM THE CAUCASIAN FLORA

Приведен список дикорастущих и натурализовавшихся видов сем. *Papaveraceae* с синонимикой, указанием распространения и экологией. Использовались гербарии LE, MW, МНА, ТВИ, Ставропольского ботанического сада, Пятигорского фармацевтического института, Кубанского сельскохозяйственного института и Кубанского государственного университета (Краснодар), собственные сборы по Кавказу. Флористические сводки, монографии и статьи, расширяющие и уточняющие распространение, приведены в списке литературы без ссылок в тексте. Материал изложен в соответствии с правилами, установленными для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Papaveraceae Juss.1. *Chelidonium* L.1. *C. majus* L. 1753, Sp. Pl.: 505.

Описан из Европы.

ЗП (редко); ВП (в Тер.-Кум. — редко); ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Йорск.-Шек. (редко), Мург.-Муровд., Караб., Н. Кур. (редко); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Мегр.-Зан. (редко), Ю. Караб. (редко); Т. Сорное, по достаточно увлажняемым и притеняемым местам.

Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия; заносный в Сев. Америке (приатлантические районы).

2. *Glaucium* Mill.1. *G. grandiflorum* Boiss. et Huet, 1856, in: Boiss. Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 2, 5: 15.

Описан из Турции. Лектотип (Cullen, 1965): «Anatolia, Erzurum, Huet du Pavillon» (G?).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (редко); ВЗ: Мург.-Муровд. (редко); ЮЗЗ: Апар.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Ю. Караб. На сухих склонах в среднем, реже в нижнем поясах гор.

Средиз. (Греция); Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Ирак, Иран, Ливан, Палестина, Иордания, Египет: Синай); Сев. Африка (Египет).

2. *G. corniculatum* (L.) J. Rudolph, 1781, Diss. Fl. Jen. Pl.: 13. — *Chelidonium corniculatum* L. 1753, Sp. Pl.: 506.

Описан по материалам из Венгрии, Чехо-Словакии и Франции.

ЗП; ВП (в Тер.-Кум. — редко); ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ: Инг.-Рион. (редко), Рион.-Квир. (редко); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ (в Алаз.-Агрич. — редко); ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ; Т. По сухим каменистым склонам, в посевах, до среднего пояса гор.

Атл., Центр., Южн., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ливан, Палестина, Аравия, Египет: Синай, сев. Ирак, зап. и сев. Иран), Ср. (Туркмения: Копетдаг) Азия; Сев. Африка (Египет). Заносное в Макаронезии.

Примечание. J. Cullen (1966) указывает для Кавказа еще *G. corniculatum* subsp. *refractum* (Nab.) Cullen (*G. refractum* Nab.), отличающийся от subsp. *corniculatum* согнутыми вниз плодоножками, а также зачастую и изогнутыми плодами. Образцов с Кавказа с такими признаками, вряд ли имеющими таксономическое значение, я не видел. Вероятно, они лежат в пределах внутривидовой изменчивости, подобной таковой, например, у *Roemeria refracta*.

3. *G. flavum* Crantz, 1763, Stirp. Austr. 2 : 133. — *Chelidonium glaucium* L. 1753, Sp. Pl.: 506.

Описан из Европы.

ЗП: Аз.-Куб. (Тамань); СЗЗ; ЗЗ. По морскому побережью, на песках.

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. (Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Палестина, Египет: Синай); Сев. Африка (Египет).

4. *G. oxylum* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 12. — *G. vitellinum* Boiss. et Buhse, l. c.: 11. — *G. leiocarpum* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 122.

Описан из Ирана. Тип: «Persia. Radkann. VIII 1848. Buhse» (LE!).

По Cullen (1965, 1980), встречается на Кавказе, вероятно, в прилегающих к Турции районах (указан как *G. leiocarpum* Boiss.).

Южн. Европа (Балканы); Средиз. (Греция, Крит); Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ливан, Палестина, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. (Туркмения, Памиро-Алай, Тянь-Шань) Азия.

5. *G. elegans* Fisch. et Mey. 1835, Ind. Sem Horti Petrop. 1 : 29.

Описан из сев. Ирана. Тип: «in Persia boreali» (LE?).

ВК: Ман.-Самур. (южн. часть: Ахты-чай и притоки), Кубин.; ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан. В среднем горном поясе по сухим каменистым склонам и осыпям.

Юго-Зап. (Иран, Афганистан, зап. Пакистан), Ср. (горн. Туркмения, Тянь-Шань, Памиро-Алай), Центр. (зап. Китай: Джунг.-Кашг.) Азия; Сев. Африка (Египет).

3. *Argemone* L.

1. *A. mexicana* L. 1753, Sp. Pl.: 508.

Описан из Центр. Америки.

ЗЗ: Адж. (Чаква). Как сорное на приморских песках. Вероятно, исчез, так как с 1930-х годов более никем не собирался.

Сев. (юго-зап. США), Центр. Америка. В Центр. и Южн. Европе — натурализовавшееся заносное. В последние десятилетия быстро распространяется и в Азии (Индостан, Индокитай).

4. *Roemeria* Medic.

1. *R. refracta* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 93. — *Glaucium refractum* Stev. in litt. — *R. rhoeadiflora* Boiss. 1846, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 1, 6 : 7.

Описан с Кавказа (Дарестан). Тип: «In (Tauria) circa Derbent. Steven» (G).
ВП: В. Ставр. (южн., редко); ЦК: В. Кум. (Пятигорье, редко); ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. По сухим склонам как сорное, на низменности и до среднего горного пояса.
Юго-Зап. (сев.-вост. Турция, Сирия, Ливан, Иран, Афганистан, зап. Пакистан), Ср. (южн. часть), Центр. (зап.: Джунг.-Кашг.) Азия.

2. *R. hybrida* (L.) DC. aggr.

2a. *R. hybrida* (L.) DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 92. — *Chelidonium hybridum* L. 1753, Sp. Pl.: 506.

Описан из Южн. Европы.

ВК: Ман.-Самур.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Ширв.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. На низменности и до среднего горного пояса по сухим склонам, как сорное.

Атл. (редко), Центр. (редко), Южн., Юго-Вост. (Крым), Вост. (Прикаспий) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, зап. Сирия, Ливан, Палестина, Египет: Синай, сев. Ирак, Иран, Афганистан, зап. Пакистан).

2b. *R. dodecandra* (Forssk.) Stapf, 1886, Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. 51 : 295. — *Chelidonium dodecandrum* Forssk. 1775, Fl. Aegypt.-Arab.: 100. — *Roemeria hybrida* subsp. *dodecandra* (Forssk.) Maire, 1932, in: Jahandiez et Maire, Cat. Pl. Maroc. 2 : 257. — *R. orientalis* Boiss. 1841, Ann. Sci. Nat. Ser. 2, 16 : 374. — *R. hybrida* auct. non (L.) DC.: Попов, 1937. Фл. СССР, 7 : 596, p. p.

Описан из Ирана. Тип: «In desertis Kahirinis, Forsskal» (G).

ВЗ: Ширв., Н. Кур.; ЮЗ: Мегр.-Зан.; Т. На низменности и по склонам.

Средиз. (Афр.); Юго-Зап. (Сирия, Ливан, Палестина, Египет: Синай, Иордания, Аравия, Кувейт, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. (Туркмения), Центр. (зап. Китай) Азия; Сев. Африка (Египет, редко).

Примечание. Таксон 2b достаточно сомнителен. Об этом хорошо сказано у А. А. Гроссгейма (1950 : 299). Требуются исследования системы опыления и хромосомный анализ *R. hybrida* s. l. Возможно, что здесь мы имеем дело с автогамными хромосомными расами, подобными таковым из родства *Papaver dubium* L.

5. *Papaver* L.

Sect. 1. *Pseudopilosa* M. Pop. ex Günter

1. *P. lisae* N. Busch, 1926, Тр. Бот. муз. АН СССР, 19 : 82. — *P. oreophilum* var. *monanthum* («*monanthos*») f. *obtusifolium* N. Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 45. — *P. monanthum* var. *obtusifolium* (N. Busch) Fedde, 1909, in: Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104) : 363.

Описан с Центр. Кавказа. Лектотип (Попов, 1937): «Балкария, Рцывашки. На субальпийском лугу, уроч. Урта-Тала. 2018 м. 28 VI 1925. Е. и Н. Буш (LE!)».

ЦК: Малк., В. Тер. Встречается только между Скалистым и Передовым хребтами в бассейне Черекв Безенгийского и Балкарского. По зарастающим моренам, на осыпях, иногда в трещинах скал, на высотах 2000—2900 м над ур. м. 2п = 28.¹

Эндемик.

2. *P. lateritium* C. Koch, 1855, Ind. Sem. Hort. Berol. (Appendix): 14. — *P. oreophilum* Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. Ser. 7, 15, 2 : 51 (Fl. Cauc.).

Описан по растениям, выращенным из семян, собранных в Турции: «In valle fluminis Tschoruck Armeniae a montibus ponticis separante a. 1843 collectum et nunc in horto botanico cultum. 1853, Koch».

¹ Выражаю искреннюю благодарность ставропольскому генетику А. Ю. Магулаеву за определение чисел хромосом у *P. lisae* и *P. monanthum*.

ЗК: Бело-Лаб. (перевал Кизгич), Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; 33: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур. Обитает в высокогорьях от 1700 до 2500 м над ур. м. щербистым и травянистым склонам, галечникам и осыпям. 2п = 14.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

3. *P. talyschense* Grossh. 1919, Вестн. Тифл. бот. сада, 46-47, 3-4 : 68.

Описан из Талыша. Тип: «г. Кыз-Юрды, 2400 м, близ поста № 1, на травянистых склонах, пл. 24 VII 1917. Гроссгейм» (ТБИ).

Эндемик.

Sect. 2. *Macrantha* Elkan

4. *P. bracteatum* Lindl. 1821, Coll. Bot., tab. 23; Fedde, 1909, in: Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104) : 365, p. p., excl. var. *pseudoorientale*. — *P. orientale* var. *bracteatum* («*bracteata*») N. Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 43, p. p., quoad pl. ciscauc. — *P. lasiotrix* Fedde, 1909, l. c.: 366, p. p., excl. lectotypo (Davis, 1959, in sched., LE!).

Описан по образцам, выращенным в саду Челси (Лондон) из семян, происходящих с Кавказа, вероятно, из района Кавказских Минеральных Вод (Бештау). Лектотип (Михеев, h. l.): tab. 23, in: Lindl. l. c.

ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Арг. По открытым луговым склонам, на опушках леса, лесных полянах в нижнем горном поясе до 1000 м над ур. м. 2п = 14.

Юго-Зап. Азия (сев. и зап. Иран: Эльбурс, Иранский Курдистан).

5. *P. paucifolium* (Trautv.) Fedde, aggr.

5a. *P. paucifolium* (Trautv.) Fedde, 1909, in: Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104) : 366. — *P. orientale* var. *paucifolium* Trautv. 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 4 : 346. — *P. orientale* var. *parviflorum* («*parviflora*») N. Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 42. — *P. orientale* auct. non L.: Goldblatt, 1974, Ann. Missouri Bot. Gard. 61, 2 : 276.

Описан из Грузии. Лектотип (Попов, 1937): «Tabizchuri See. Juni 1875, N 73, G. Radde» (LE!).

ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Мерг.-Зан.; Т. Обитает в альпийском и субальпийском поясах гор от 1800 до 2800 м над ур. м. 2п = 28.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран, ?Афганистан).

Распространение этого вида окончательно не установлено, так как до последнего времени он смешивался с *P. orientale*.

5b. *P. monanthum* Trautv. 1866, Bull. Acad. Sci. St.-Petersb. 10 : 393; Fedde, 1909, in Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104) : 362, excl. var. *obtusifolium* (Busch) Fedde. — *P. orientale* var. *monanthum* Trautv. 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 4 : 346. — *P. oreophilum* var. *monanthum* («*monantha*») N. Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 45 (excl. forma *obtusifolium* Busch).

Описан из Южн. Грузии. Лектотип (Ан. А. Федоров, 1959, in sched.): «Schambobel geb. 9 VII 1865, N 117. G. Radde» (LE!).

ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд. (хр. Муровдаг); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Севан. В альпийском поясе гор до 3000 м над ур. м. 2п = 28.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. Есть большая уверенность в том, что таксон 5b представляет собой лишь бесстебельную высокогорную форму *P. paucifolium*.

6. *P. orientale* L. 1753, Sp. Pl.: 508; Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 41, excl.: 1. var. *parviflorum* («*parviflora*»); 2. var. *bracteatum* («*bracteata*»), quoad pl. ciscauc.; Mowat and Walters, 1964, Fl. Europ. 1 : 294, p. p., excl. syn. *P. bracteatum*. — *P. intermedium* DC. 1836, Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Gen. 7 : 301 (non Becker, 1828). — *P. bracteatum* var. *pseudoorientale* Fedde, 1909, in: Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104) : 365. — *P. lasiotrix* Fedde, 1909, ibid., 366, p. p., quoad pl. lectotypo

(Davis, 1959, in sched., LE!). — *P. pseudoorientale* (Fedde) Medw. 1918, Изв. Кавк. муз. 11 : 204.

Описан с Востока из района Эрзурума. Лектотип (Попов, 1937 : 620): Tourn. 1717, itin. 3, p. 127, t. 127, ed. Lyon (?) (non vidi, cit. ad protol. L.); id. 1717, ib. 2, p. 277, ed. Paris (icon.).

ЗК: Бело-Лаб.; ЦЗ: Карг.-Ю. Ос. (Триалетский хр.); ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. В субальпийском поясе на высотах 1600—2200 м над ур. м., на влажных почвах, часто у родников, ручьев, среди скал. $2n = 42$.

Юго-Зап. Азия (центр. и вост. Турция, сев.-зап. Иран).

Распространение *P. orientale* не вполне установлено в связи с еще недавно существовавшей неясностью его таксономического облика.

Sect. 3. *Meconidium* Spach

7. *P. persicum* Lindl. 1833, Edwards' Bot. Reg. 19 : tab. 1570. — *P. armeniacum* var. *persicum* (Lindl.) N. Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 41. — *P. tauricolum* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 109.

Описан по образцам, выращенным из семян, собранных в Иране. Лектотип (Михеев, h. l.): tab. 1570, in: Lindl., l. c.

ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Севан., Дар., Занг., Мерг.-Зан.; Т. На каменистых склонах в среднем и верхнем поясах гор. $2n = 14$.

Юго-Зап. Азия (южн. и вост. Турция, сев. Ирак, сев.-зап. Иран).

8. *P. fugax* Poir. 1804, in: Lam. Écycl. Méth. Bot. 5 : 118. — *P. caucasicum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 5. — *P. floribundum* Desf. 1808, Choix Pl.: 62, tab. 46.

Описан из Ирана. Тип: «in monte Elwend, Majus 1789, Michaux» (P).

ЦК: В. Тер.; ВК; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. На осыпях, галечниках, каменистых склонах в среднем и верхнем поясах гор до 3000 м над ур. м. $2n = 14$.

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран).

9. *P. armeniacum* (L.) DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 120. — *Argemone armeniaca* L. 1753, Sp. Pl.: 509. — *Papaver caucasicum* var. *stenocarpum* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 110. — *P. urbanianum* Fedde, 1909, in: Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104) : 351. — *P. roopianum* (Bordz.) Sosn. 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 27 : 3.

Описан из Турецкой Армении. Тип: «Armenia, Tournefort» (P).

ЮЗ: Ерев., Севан., Нах.; Т. На скалистых местах и осыпях в среднем и верхнем поясах гор.

Юго-Зап. Азия (юго-вост. Турция, сев. Ирак, сев.-зап. Иран).

10. *P. zangezuristicum* A. D. Mikheev, 1979, Бюл. МОИП, отд. биол. 84, 4 : 106.

Описан из Армении. Тип: «Transcaucasia, Armenia, distr. Megri prope pagum Litschk in declivibus siccis tragacanthaceis lapidosis et schistosis, 5 VIII 1973. A. D. Mikheev» (MW!).

ЮЗ: Нах., Занг., Мерг.-Зан. По щебнистым и каменистым открытым склонам в среднем и верхнем поясах гор до 3500 м над ур. м. $2n = 14$.

?Эндемик.

Sect. 4. *Argemonidium* Spach

11. *P. ocellatum* Woronow, 1918, Изв. Кавк. муз., 11 : 276. — Cullen, 1966, Fl. Iran. 34 : 22, pro syn; *P. pavoninum* Schrenk. — *P. hybridum* var. *grandiflorum* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 117. — *P. hybridum* var. *microcarpum* N. Busch, 1905, Fl. Cauc.

Crit. 3, 4: 35. — *P. pavoninum* var. *incornutum* Fedde, 1909, in: Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104): 334.

Описан из Грузии. Тип: «Locus Goris-tskali, IV 1902, Dgebuadze» (ТБИ).

На низменности в полупустыне и по сухим склонам, как сорное.

ЦК: В. Кум. (редко, район Пятигорья); ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Йорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Ширв., Караб.; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. (сев.-зап. Иран), Ср. (юго-зап. Копетдаг) Азия.

12. *P. desertorum* Grossh. 1924, in: Grossh. et Schischk., Sched. Herb. Pl. Or. Exsicc. 1: 23. — *P. belangeri* auct. non Boiss.: Попов, 1937, Фл. СССР, 7: 633. — *P. argemone* auct. non L.: Cullen, 1965, Fl. Turk. 1: 234; id. 1966, Fl. Iran. 34: 21. — *P. argemone* subsp. *belangeri* Takht. 1972, в: Тахт., Фед. Фл. Ерев.: 62, non *P. belangeri* Boiss.

Описан из Южн. Закавказья. Тип: «Distr. Nachitshevan, in montibus Darry-Dagh, in lapidosis, 20 V 1923. A. Grossh.» (БАК?).

?ВК: Ман.-Самур. (Махачкала); ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан.; Т. На сухих каменистых склонах в нижнем и среднем поясах гор.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Примечание. Я остановился на приведенном названии этого таксона (несмотря на то что Гроссгейм впоследствии отказался от него), основываясь на том соображении, что он принадлежит к циклу видов из рода *P. argemone* — мелко- и бледноцветковых, представляющих собой (аналогично видам из рода *P. dubium*) хромосомные автогамные расы, нелегко различимые в гербарии и природе. Морфологические отличия южнозакавказских растений от западноевропейских, относимых к *P. argemone*, все же имеются. Названия *P. belangeri* Boiss. и *P. minus* (Boiv. ex Belang.) Meikle также неприемлемы, поскольку изображение *Closterandra minor* Boiv. ex Belang. (1846) (обитающей в Южном Иране), на котором они основаны, не соответствует южнозакавказским растениям. Для Сомхетии, Кахетии, Имеретии, Ганджи, Карабаха (что соответствует ЗЗ: Рион.-Квир.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.) приводится *P. argemone* L. (Ledebour, 1842). Мне не довелось видеть образцы с этой территории, равно как и из Дагестана.

13. *P. hybridum* L. 1753, Sp. Pl.: 506; Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 117, excl. var. *grandiflorum* Boiss.; Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4: 35, excl. var. *microcarpum* N. Busch.

Описан из Южн. Европы.

ЗП; ВП; ЗК (редко): Адаг.-Пиши., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗ: Ю. Караб.; Т. На низменности и в нижнем горном поясе, как сорное.

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. (Крым), Вост. (Причерн.) Европа; Средиз.; Юго-Зап.; Ср. (Копетдаг) Азия; Сев. Африка (Египет).

Sect. 5. *Carinata* Fedde

14. *P. macrostomum* Boiss. et Huet, 1867, in: Boiss. Fl. Or. 1: 115.

Описан из Турции. Лектотип (Cullen, 1965): «circa Tortum, ad vias, 1853. Huet» (G).

ВК: Ман.-Самур. (редко), Кубин.; ЗЗ (редко): Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Йорск.-Шек. (редко), Мург.-Муровд., Н. Кур. (редко), Ширв., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах., Дар., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т. В нижнем и среднем поясах гор, иногда до 2000 м над ур. м., как сорное.

Вост. Европа (низовья Волги); Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ливан, Аравия, Египет: Синай, Ирак, Иран, Афганистан), Ср. (Туркмения) Азия.

Sect. 6. *Papaver*

15. *P. somniferum* L. 1753, Sp. Pl.: 508.

Описан из Южн. Европы.

Широко распространенное культурное растение. По Е. В. Вульффу и О. В. Малеевой (1969), в диком виде оно сохранилось только в Испании. Разводится как декоративное, пищевое и важное лекарственное растение. Легко дичает и часто встречается на сорных местах.

Европа, Средиз., Азия, Сев. Африка, занесено также в Сев. и Южн. Америку и Австралию.

16. *P. setigerum* DC. 1815, in: Lam. et DC. Fl. Fr. 3, 5: 585; Cullen, 1966, Fl. Iran. 34: 15, pro syn. *P. somniferum* L. — *P. somniferum* var. *setigerum* (DC.) Elk. 1839, Tent. Monogr. Papav.: 30. — *P. somniferum* subsp. *setigerum* (DC.) Corb. 1893, Nouv. Fl. Normand.: 30.

Описан из Франции.

Указан для ВК: Ман.-Самур.; ЮЗЗ: Араг. (Буш, 1905: 37).

Южн. Европа, Средиз.

Sect. 7. *Rhoeadium* Spach.

Subsect. 1. *Rhoeadium* (Spach) Mikheev, comb. nov. — Sect. *Rhoeadium* Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. Phaner. 7: 16, p. p.

17. *P. rhoeas* L. 1753, Sp. Pl.: 507. — *P. strigosum* (Boenn.) Schur, 1877, Verh. Naturf. Ver. Bregenz, 15, 5: 66.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставро.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т. Во всех указанных районах это сорное растение встречается как редкое заносное, не свойственное флоре Кавказа. Может быть найдено и в других районах.

Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср. Азия.

18. *P. commutatum* Fisch. et Mey. 1837, Ind. Sem. Hort. Petrop. 4: 41. — *P. strigosum* auct. non Schur: Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4: 24. — *P. schelkownikowii* N. Busch, 1908, Изв. Кавк. муз. 4: 40. — *P. ambiguum* M. Pop. 1937, Фл. СССР, 7: 638.

Описан из Закавказья. Лектотип (Ан. А. Федоров, 1959, in sched.): «Iberia, Wilhelms, 1831» (LE!).

ЗП (редко); ВП (редко); ЗК (редко): Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК (редко): В. Кум., В. Тер.; ВК; СЗЗ (редко); ЗЗ: Абх. (редко), Рион.-Квир., Адж. (редко); ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для Инг.-Рион. (Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985: 95). На низменности и до среднего горного пояса, как сорное.

Средиз. (Крит); Юго-Зап. (Турция, Ирак, сев. Иран). Cullen (1966) приводит этот вид еще для Туркмении; по В. В. Никитину и А. М. Гельдиханову (1988), он там отсутствует.

Примечание. Типом *P. schelkownikowii* является экземпляр с клиновидным пятном на лепестках, простирающимся от основания до верхушки. Такие растения почти всегда можно встретить в достаточно обширных зарослях типичного *P. commutatum*.

19. *P. arenarium* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 364.

Описан с Сев. Кавказа. Тип: «In arena mobili camporum fluvio Terek vicinorum. Bieberstein» (LE!).

ЗП: З. Ставр. (редко); ВП: В. Ставр. (редко); Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; ЗК: Уруп-Теб. (сев.-вост., редко); ЦК: В. Кум. (редко); ВК; 33: Рион.-Квир.; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. На низменности и до среднего горного пояса, по сухим щебнистым и песчаным местам, как сорное.

Вост. Европа (Нижн.-Дон., Нижн.-Волж.); Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев. Ирак, сев. Иран). Указывается для Туркмении (Cullen, 1966; Zohari et al., 1980), согласно же Никитину и Гельдиханову (1988), он там отсутствует.

20. *P. bipinnatum* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 175.

Описан с Кавказа (Талыш). Тип: «In montibus Talüsch pr. pag. Swant, 20 Juni 1830. C. A. Meyer» (LE!).

ВК: Ман.-Самур. (редко), Кубин. (редко); ВЗ: Н. Кур., Ширв.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мерп.-Зан., Ю. Караб.; Т. В нижнем горном поясе, сорное на полях, по арыкам, галечникам и др.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

21. *P. chelidoniifolium* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 12 : 11.

Описан из Ирана. Синтип: «In dem Tieflande von Ghilan, bei Lahidschan auf einer Maurer, 4 April 1848; beim Basar Lileman, 23 April 1848; bei Rescht, 30 April 1848, N 921, 922. Buhse» (G).

ВЗ: Н. Кур.; Т. На низменности и до среднего горного пояса.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Subsect. 2. *Dubia* (Mikheev) Mikheev, comb. nov. — Sect. *Dubia*, Mikheev, 1986, Бот. журн. 71, 6 : 808

22. *P. laevigatum* Bieb. aggr.

22a. *P. litwinowii* Fedde, 1909, in: Engler, Pflanzenreich, 40 (4, 104) : 341 (in adnot.); Fedde ex Bornm. 1906, Beih. Bot. Centralbl. 19, 2 : 202 (nom nudum). — *P. laevigatum* var. *erosum* Litw. 1902, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1 : 29 (excl. syn. *P. decaisnei* Kotschy); Fedde, 1909, l. c.: 319.

Описан из Туркмении (Копетдаг). Лектотип (Попов, 1937 : 640): «Turcomania. In glareosis ad rivulos exsiccatis pr. Suokly, D. Litwinow, 19 IV 1898, N 453» (LE!).

ВК: Ман.-Самур. (Талги, редко). По каменистым щебнистым местам в нижнем горном поясе. 2п = 14.

Вост. Европа (Нижн.-Волж.); Юго-Зап. (сев. Афганистан, сев. и вост. Иран), Ср. Азия.

22b. *P. lacerum* M. Ror. 1937, Фл. СССР, 7 : 749.

Описан из Мал. Азии (Турция). Лектотип (Попов, 1937 : 641): «Asia minor. Marsifoun, Manissajian. Pl. Or. N 451b» (LE!).

ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мерп.-Зан., Ю. Караб.; Т. По каменистым склонам, в нижнем и среднем поясах гор.

Юго-Зап. Азия (Турция, сев.-зап. Иран).

22с. *P. maeoticum* Klok. 1953, Фл. УРСР, 5 : 503. — *P. laevigatum* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 364, p. p., excl. lectotipo, quoad pl. cauc. — *P. dubium* var. *laevigatum* auct. non Elk.: Busch, 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 28.

Описан с Украины. Тип: «Dit. Staliniensis, prope opp. Zhdanov (Mariupol), in sabulosis, 2 VII 1925» (KW).

ЗП: Аз.-Куб. (Ейск); ВП: В. Ставр. (Александровское); ЦК: В. Кум. (район Пятигорья). На низменности и в предгорьях. 2п = 28.

Вост. Европа (Крым, Причерн.).

23. *P. stevenianum* Mikheev, aggr.

23a. *P. alberti* Mikheev, 1986, Бот. журн. 71, 6 : 809. — *P. dubium* auct. non L.: Попов, 1937, Фл. СССР, 4 : 639, p. p.

Описан с Сев. Кавказа. Тип: «Сев. Кавказ, Ставропольский край, близ г. Пятигорска, сорное в Перкальском питомнике. 20 VI 1985. А. Михеев» (LE!).

ВП: В. Ставр. (южн.); ЦК: В. Кум. (Пятигорье). По сорным местам в предгорьях и на низменности. 2п = 28. Распространение этой хромосомной расы еще не вполне выявлено в связи с недавним установлением ее таксономического ранга.

?Эндемик.

23b. *P. stevenianum* Mikheev, 1981, Бюл. МОИП, отд. биол. 86, 3: 86. — *P. dubium* auct. non L.: Попов, 1937, Фл. СССР, 7: 639, р. р. — *P. nothum* auct non Stev.: Клок. 1953, Фл. УРСР, 5: 178, он же, 1965, Визн. росл. УРСР: 447.

Описан с Сев. Кавказа. Лектотип (Михеев, h. l.): «Ciscaucasia, prov. Staupoliensis, vinetum haud procul ab oppido Pjatigorsk («Proval»), 5 V 1968. A. Mikheev» (MW!). Паратип: *ibid.*, id. fructus 10 VI 1968. (MW!, iso — LE!).

ЗП; ВП; ЦК: В. Кум. На низменности и в предгорьях. Вероятно, встречается и в Закавказье. 2п = 42.

Центр. (Чехо-Словакия²), Вост. (Причерн.), Юго-Вост. (Крым) Европа.

24. *P. tichomirovii* Mikheev, 1981, Бюл. МОИП, отд. биол. 86, 3: 88. — *P. dubium* auct. non L.: Busch. 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4: 27, р. р.

Описан с Центр. Кавказа. Лектотип (Михеев, h. l.): «Ciscaucasia, prov. Staupoliensis, vinetum haud procul ab opp. Pjatigorsk (m. «Lyssaja»), 10 V 1968. A. Mikheev» (MW!, iso — LE!). Паратип: *ibid.*, id., fructus, 15 VI 1968. (MW!).

ВП: З. Ставр. (Темновеская); ЦК: В. Кум. (Пятигорье). Вероятно, имеется и в других районах Сев. Кавказа. Сорное растение, нечасто встречающееся, но иногда значительными колониями. 2п = 28.

Юго-Вост. Европа (Крым).

Примечание. Этот мой вид вместе с западноевропейским *P. dubium* образует, очевидно, один полиплоидный ряд.

25. *P. paczoskii* Mikheev, 1981, Бюл. МОИП, отд. биол. 90, 3: 91. — *P. dubium* var. *albiflorum* auct. non Bess.: Busch. 1905, Fl. Cauc. Crit. 3, 4: 28.

Описан с Сев. Кавказа. Лектотип (Михеев, h. l.): «Caucasus septentrionalis, prov. Staupoliensis, vinetum haud procul ab opp. Pjatigorsk, 15 V 1980. A. Mikheev» (MW!, iso — LE!). Паратип: *ibid.*, id., 10 VI 1980. (MW!).

ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Кум. Сорное, образует колонии вместе с другими видами подсекции *Dubia*. 2п = 28.

?Эндемик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буш Н. А. *Papaveraceae: Papaveroideae—Chelidoniae et Papaveroideae—Papavereae* // Н. И. Кузнецов, Н. А. Буш, А. В. Фомин. *Flora Caucasica Critica*. 1905. Т. 3. Вып. 4. С. 7—45. — Вульф Е. В., Малеева О. В. Мировые ресурсы полезных растений. Л.: Наука, 1969. 566 с. — Гагнидзе Р. И., Кемулария-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 148 с. — Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ч. 1. (Определитель). Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1978. 320 с. — Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2-е. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 312 с. — Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Изд. 2-е. Т. 1. Тбилиси: Мецниереба, 1990. 328 с. — Липский В. И. Флора Кавказа // Тр. Тбилисс. бот. сада. 1899. Вып. 4. 586 с. — Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры / Бот. журн. 1991. Т. 75. № 11. С. 1513—1521. — Михеев А. Д. Виды секции *Rhoeadium* рода *Paraver* (*Papaveraceae*) на Северном Кавказе // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 807—812. — Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркменистана. Л.: Наука, 1988. 680 с. — Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити—Хевсурети. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 120 с. — Попов М. Г. Сем. Маковые — *Papaveraceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 1. С. 573—717. — Тахтаджян А. Л. Сем. *Papaveraceae* — Маковые // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954. Т. 1. С. 230—280. — Тахтаджян

² К. Kubat любезно прислал мне образец: «Bratislava, CSSR, K. Kubat, 19.05.1983», совершенно правильно определенный им как *P. stevenianum* Mikheev.

жан А. А., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л.: Наука, 1972. 394 с. — Халилов Э. Х. Сем. *Papaveraceae* Juss. — Макоцветные // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1953. Т. 4. С. 116—141. — *Belanger C. Voyage aux Indes-Orientales par le Nord de l'Europe, Les provinces du Caucasu, la Georgie, l'Armenie et la Perse...*, 4e Livr; Paris, (1833—1837) 1846. — *Bieberstein M. F. Flora Taurico-Caucasica*. 1808. Vol. 1. 429 p.; 1819. Vol. 3. 655 p. — *Boissier E. Flora orientalis*. Vol. 1. Basileae; Genevae, 1867. 1017 p. — *Cullen J. Papaveraceae* // P. H. Davis. (Ed.). *Flora of Turkey*. Edinburgh: Univ. Press, 1965. Vol. 1. P. 213—248. — *Cullen J. Papaveraceae* // K. H. Rechinger (Ed.). *Flora Iranica*. Lfg. 34. Graz; Austria: Akad. Druck und Verl.-Anst., 1966. 27 S. — *Cullen J. Papaveraceae* // C. C. Townsend, E. Guest (Ed.). *Flora of Iraq*. Baghdad, 1980. Vol. 4. Pt 2. P. 784—815. — *Fedde F. Papaveraceae—Hypecoideae et Papaveraceae—Papaveroideae* // A. Engler. *Pflanzenreich*. 40 (4, 104). Leipzig: W. Engelman, 1909. 430 S. — *Goldblatt P. Biosystematic studies in Papaver section Oxylona* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1974. Vol. 61. N 2. P. 264—296. — *Günter K.-F. Beiträge zur Morphologie und Verbreitung der Papaveraceae*. 2 Teil. Die Wuchsformen der *Papavereae*, *Eschscholzieae* und *Platystemonideae* // Flora. 1975. Bd 164. H. 4/5. S. 393—436. — *Jafri S. M. H., Qaiser M. Papaveraceae* // Flora of West Pakistan. 1974. N 61. P. 1—32. — *Kadereit J. W. A revision of Papaver section Argemonidium* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1986a. Vol. 44. N 1. P. 25—43. — *Kadereit J. W. A revision of Papaver L. Sect. Papaver (Papaveraceae)* // Bot. Jahrb. 1986b. Bd 108. H. 1. S. 1—16. — *Kadereit J. W. The taxonomy, distribution and variability of the genus Roemeria Medic. (Papaveraceae)* // Flora. 1987. Bd 179. H. 3. S. 135—153. — *Kadereit J. W. Sectional affinities and geographical distribution in the genus Papaver L. (Papaveraceae)* // Beitr. Biol. Pflanzen. 1988. Bd 63. H. 1/2. S. 139—156. — *Kiger W. R. Sectional nomenclature in Papaver L.* // Taxon. 1973. Vol. 22. N 5-6. P. 579—582. — *Kiger W. R. Revised sectional nomenclature in Papaver L.* // Taxon. 1985. Vol. 34. N 1. P. 150—152. — *Ledebour C. F. Flora Rossica*. Vol. 1. Stuttgartiae: Sumtibus librariae E. Schweizerbart, 1842. 790 p. — *Mowat A. B., Walters S. M. Papaveraceae*. Subfam. *Papaveroideae* // Flora Europea. Cambridge: Univ. Press, 1964. Vol. 1. P. 247—251. — *Ownbey G. Monograph of the genus Argemone for Nort America and the West Indies* // Memoirs of the Torrey Botanical Club. 1958. Vol. 21. N 1. P. 1—159. — *Tournefort J. P. Relation d'un Voyage du Levant*. T. 2. Paris, 1717. 526 p. — *Zohary M., Heyn C. C., Heller D. Conspectus florum orientalis*. Fasc. 1. Jerusalem: Israel Acad. Sci. Humanit., 1980. 108 p.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (571.1/.5)

© 1993

М. Р. Zhurbenko, E. S. Hansen

**LECANORA GEOPHILA AND ARCTOPELTIS THULEANA (LICHENES)
FROM THE SIBERIAN ARCTIC**М. П. ЖУРБЕНКО, Э. С. ХАНСЕН. *LECANORA GEOPHILA* И *ARCTOPELTIS THULEANA* (LICHENES) ИЗ СИБИРСКОЙ АРКТИКИ

Two lichen species are reported from the Siberian Arctic as new and rare to Russia and briefly described.

During our revision of the arctic lichens collected by the first author some interesting lichen species were identified (Zhurbenko, Hansen, 1992). Among them *Lecanora geophila* (Th. Fr.) Poelt is new to Russia and also to Asia and *Arctopeltis thuleana* Poelt is a rarely reported arctic species. The first species is collected from the western coast of Taimyr Peninsula, the second one — from the New Siberian Islands. Biogeographically these localities belong to the arctic and high arctic tundras respectively (Yurtsev et al., 1978). The following description of the species are based upon the specimens cited. Specimens are deposited at the Lichen Herbarium of the Komarov Botanical Institute (BIN) in St. Petersburg (LE).

Lecanora geophila (Th. Fr.) Poelt (= *Placodium geophilum* Th. Fr., *Lecanora pachythallina* Lynge, *L. superfluens* H. Magn.)

Thallus squamulose-lobulate, forming rosettes on soil ca. 5—7 mm diam., upper side light yellow, not rarely with a greenish tinge, glossy or matt, sometimes with a thin pruina; lower side slightly paler and mottled brownish towards the base; separate lobes 1—1.5 (2) mm wide, more or less terete, on the edges usually enlarged and palmately incised, usually ascending. Apothecia, when developed, rather numerous, 0.5—1.5 mm diam. (up to 4 mm according to Poelt (1986)), angular rounded, not rarely irregular, sometimes confluent; disk yellow to light-brown, glossy, plane, later slightly convex. Thalline margin concolorous with the thallus, at the beginning rather thick and slightly raised, later thin to disappearing and level with the disk. Epithemium granulose, yellowish brown; hymenium 60—70 mcm high, hyaline and interspersed with granulose yellowish deposits; hypothecium hyaline; asci with spores mostly immature, spores unicellular 11—12 × 7 mcm (9—13 × 5—7 mcm according to Poelt (1986)). Thallus C—, K + slightly yellow, P + slightly yellow.

Distribution. Greenland, Asia (Taimyr), North America (Poelt, 1986; Ryan, 1989). New record supports the hypothesis of a circumpolar distribution of the species.

Investigated specimens. Siberia, western part of Taimyr Peninsula, coast of Kara Sea at the vicinity of the mouth of river Uboinaia, 73°39' N, 82°22' E, exposed edge of coastal terrace, altitude ca. 20 m a. s. l., on mineral soil with plant

remnants, locally rather abundant, associated with *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal., *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. subsp. *glacialis* Skult., *Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt, *Coelocaulon aculeatum* (Schreber) Link, *Brodoa oroarctica* (Krog) Goward, 31 VII 1990, Zhurbenko N 90210; 1 VIII 1990, Zhurbenko N 90211; 2 VIII 1990, Zhurbenko N 90212; rev. E. S. Hansen.

At the Herbarium of BIN there is also one specimen of *Lecanora geophila* collected by E. Almquist in 1878 during «Vega» expedition most probably also at the western coast of Taimyr in the region of archipelago Minin. Unfortunately the label is handwritten and difficult to read. The specimen was identified by W. Nylander as «*Lecanora geophila* Th. Fr.», but apparently this record has not been published.

Arctopeltis thuleana Poelt (= *Placodium chrysoleucum* var. *feracissimum* Th. Fr., *Lecanora thulensis* Th. Fr. var. *feracissimum* Th. Fr., *Placolecnora thulensis* (Th. Fr.) Kopacz.)

Thallus forming rosettes of closely appressed, crowded apothecia, 7–13 mm diam. and 4–7 mm high, attached to the stony substrate by a central umbilicus. Apothecia lecanorine, individuals usually 1 to 7 mm diam. and ca. 0.5 mm thick at the margin, with a complex irregular shape, e. g. broken saddleshaped. Disk with strongly uneven or undulate surface, as a rule dark brown, sometimes light brown, to black. Thalline margin pale as the lower surface, uneven, at the beginning rather thick and entire later disappearing, sometimes with light pruina. Lower surface deeply fissured, more or less concolourous, whitish with weak creamy or rosy tinge, on the edge sometimes with greenish tinge. Epihymenium dark, brownish olive; hymenium 50–60 μ m high, with granulose deposits; tips of paraphyses dark, clavate thickened, about 5 μ m thick; excipulum and hypothecium hyaline, structurally poorly differentiated. Algal cells green, globose, about 12–18 μ m diam.; medulla lax, with numerous small hollow areas, prosoplectenhiatous, composed of hyphae 3–5 μ m thick. Lower cortex paraplectenhiatous, about 50 μ m high. Spores unicellular, rather thick walled, ellipsoid, 4–7.5 $\times$ 9–15 μ m, 8 per ascus. Thalline margin of the apothecia K $\pm$ yellowish, KC + orange, C—, P—.

Distribution. Greenland, Europe (Svalbard, Novaya Zemlja), Asia (arctic coast and islands: Taimyr Peninsula, Minin archipelago; New Siberian Islands; Chukotka Peninsula, near settlement Neshkan), North America (Canada) (Wainio, 1909; Malme, 1932; Kopaczevskaja, 1971; Poelt, 1983). An arctic species connected with coastal areas.

Investigated specimens. New Siberian Islands, Bennett Island, 76°37'–45' N, 148°28'–149°27' E, ca. 150 m a. s. l., southfacing coastal siliceous cliffs, on open vertical stone surfaces, the collection consisting of about 10 specimens. Associated with *Umbilicaria* sp., *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *Physcia* sp., *Pannaria hookeri* (Borr. ex Sm.) Nyl., *Rhizoplaca melanophthalma* (Ram.) Leuck. et Poelt. 9 VIII 1989, Zhurbenko N 8917, det. E. S. Hansen.

We thank the Arctic and Antarctic Institute in St. Petersburg (leader of the expedition O. G. Gvozdzik) and the expedition of BIN (leaders N. V. Matveeva and L. L. Zanolka) for the opportunities to collect materials and Dr. B. Ryan for the revision of the manuscript.

LITERATURE CITED

Kopaczevskaja E. G. *Placolecnora* // Handbook of the lichens of the U.S.S.R. 1 issue. L.: Nauka, 1971. P. 219–238. — Malme G. O. Lichenes orae Sibirie borealis inde ab insula Minin usque ad promontorium Ryrkajpia in expeditione Vegae lecti // Arkiv för Botanik. 1932. Bd 25A.H.2. S. 1–42. — Poelt J. Über den Formen-kreis der Flechte *Lecanora contractula* //

Int. J. Mycol. Lichenol. 1983. H. 1. S. 143—160. — Poelt J. *Placodium geophilum* Th. Fries — Eine vergessene Flechte // Int. J. Mycol. Lichenol. 1986. H. 3. S. 55—56. — Ryan B. D. A new species of *Lecanora* sect. *Dactylon* (lichenized ascomycotyna) from Mexico, with notes on other species of the section in North America // Cryptogamic Botany. 1989. N 1. P. 243—248. — Wainio E. A. Lichenes in viciniis hibernae expeditionis Vegae prope pagum Pitilekai in Siberia septentrionali a D:re E. Almquist collecti // Arkiv för Botanik. 1909. Bd 8. H. 4. S. 1—175. — Yurtsev B. A., Tolmatchev A. I., Rebristaja O. V. The floristic delimitation and subdivision of the Arctic // The Arctic floristic region. L.: Nauka, 1978. P. 9—104. — Zhurbenko M. P., Hansen E. S. New, rare or otherwise interesting lichen species from the Siberian Arctic // Mycotaxon. 1992. N 45. P. 278—284.

Komarov Botanical Institute RAS
St. Petersburg
Botanical Museum, University of Copenhagen
Denmark

Received 29 IV 1992

УДК 581.9(470.23)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 5

В. И. Попов

НОВЫЕ ЗАНОСНЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

V. I. POPOV. THE NEW ADVENTIVE SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE NEIGHBOURHOOD OF ST. PETERSBURG

Ботаническое обследование окр. г. С.-Петербурга, проведенное в 1992 г., позволило выявить 3 новых вида сосудистых растений, ранее не отмечавшихся на данной территории.

Amaranthus graecizans L. На полотне ж.-д., проходящем по территории С.-Петербургского морского транспортного порта, 3 VIII 1992. Единичный экземпляр в цветущем состоянии. Этот вид ранее приводился для территории Украины (Протопопова, 1987).

Ipomoea hederacea (L.) Jacq. На ж.-д. насыпи в окр. ст. Обухово, 29 IX 1992. Единичный экземпляр в вегетативном состоянии. Семена *I. hederacea*, а также *I. lacunosa* L. встречаются как примесь в зерне из Северной Америки. Появление растения отмечалось на Дальнем Востоке (Пробатова, 1989).

Solanum triflorum Nutt. В месте выгрузки зерна на территории С.-Петербургского морского транспортного порта, 21 VII 1992. 2 экземпляра в стадии цветения и плодоношения. Карантинный сорняк американского происхождения, занесенный в ряд стран Европы. Этот вид приводился для Приморского края (Игнатов, 1991). Собранный гербарный материал находится на кафедре ботаники СПбГУ.

За помощь в определении растений приношу благодарность Н. Н. Цвелеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игнатов М. С. *Solanaceae* Juss. / Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1991. Т. 5. С. 276—287. — Пробатова Н. С. *Convolvulaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 356—364. — Протопопова В. В. *Amaranthaceae* Juss. // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 83—84.

Санкт-Петербургский государственный
университет

Получено 4 XII 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 561

© 1992

L. Hably, M. Szakály. The Catalogue of leaf-fossil types preserved in Hungary. *Studia Biologica Hungarica*, 22. Akadémiai Kiadó. — Budapest, 1989. 253 p. 58 pl. (Л. Хаблы, М. Сакай. Каталог типов листовых фоссилий, хранящихся в Венгрии. Будапешт, 1989)

S. G. ZHILIN. L. HABLY, M. SZAKÁLY. THE CATALOGUE OF LEAF-FOSSIL TYPES PRESERVED IN HUNGARY. BUDAPEST. 1989

В рецензируемый Каталог включены третичные фитофоссилии (эоценовые, олигоценовые и миоценовые). Для палеоботаника-систематика Каталог прежде всего ценен тем, что в нем даны литературные ссылки на первоописания 385 видов вымерших (ископаемых) растений, указаны их местонахождения и возраст. Для всех отысканных в музеях номенклатурных типов даны инвентарные номера и процитированы первоописания. Типы, хранящиеся в Ботаническом отделе Венгерского музея естественной истории (Будапешт), сопровождаются изображениями (фотографиями, реже рисунками). К сожалению, не все изображения хорошего качества. Имеются карта местонахождений (схематическая), указатели местонахождений, авторов и видов. Лишь немногие виды подвергались ревизии. Из 385 видов, включенных в Каталог, ревизия касается 41 вида. Не исправлены написания видовых эпитетов, в которых использованы диакритические знаки, характерные для венгерского и немецкого алфавитов. Таких эпитетов около 40. Даже в некоторых случаях диакритические знаки добавлены там, где их не было в первоописании [например, у *Pittosporum szántóinum* (Unger) Andreánszky, p. 68].

Особую категорию видовых эпитетов составляют названия, данные в честь персон. В Каталоге в написании таких эпитетов много неисправленных неточностей, допущенных авторами таксонов. Основное правило таково, что к мужской фамилии (имени) в ее латинизированной форме в родительном падеже прибавляется *ii*. При латинизации фамилий, скажем, Петров, получается *Petrovius*, а в родительном падеже эпитета — *petrovii*. Эпитет от женской фамилии будет *petroviae*, а не *petrovae*, как часто пишут. Имеется небольшое число исключений, но они-то и запутывают. Так, в рецензируемом Каталоге указаны *Carpinus heerii* Ettingshausen и *Myrsine heerii* Ettingshausen вместо *C. heeri* и *M. heeri*, как было в протологе. Это и есть исключение: фамилии с окончанием *ei* приобретают лишь одно *i* в конце эпитета. Большая же часть эпитетов в честь мужчин, напротив, не имеет в рецензируемом Каталоге второго необходимого *i* (первое *i* — следствие латинизации, второе *i* — падежное окончание). Как пример: *Omphaleiphyllum weylandi* Rásky (p. 118) (нужно *weylandii*). Любопытно, что в случае типично венгерской фамилии составители поступали совершенно правильно, сохранив второе *i* (*Castanea kubinyii* Kovats, p. 37). Но сохранение авторского написания эпитетов *Morus evae kovács* Andreánszky (p. 62) и *Quercus stephani dobói* Andreánszky et Kovács (p. 109) противоречит принципу биномиальности ботанических названий и должно быть исправлено следующим образом:

evae-kovacsiae и stephani-doboi. Также следует исправить ошибку автора таксона *Alchorneiphyllum chandleri* Rásky (p. 25), не замеченную составителями: должно быть *chandleriae*, так как название дано в честь известного палеоботаника Margaret E. J. Chandler.

К промахам составителей приходится отнести и отсутствие ссылок на базисимы в 7 случаях (Р. 23, 26, 65, 68, 80, 123, 124) номенклатурных комбинаций. В одном из этих случаев очевидно также, что голотип не хранится в Венгрии и составители привели изображение повторной находки [*Schefflera gaudinii* (Saporta) Rásky, p. 80, pl. XLIV, 1]. Эта неточность настораживает и относительно других типовых образцов: нет уверенности, что столь тонкое дело выполнено всюду с должной тщательностью.

Выход в свет КATALOGа тем не менее следует считать весьма полезным. Это первый Каталог вымерших растений, изданный в Венгрии. Во вступительных главах приведены интересные исторические сведения о первом венгерском палеоботанике Дьюле Коваче (1815—1873), а также о палеоботаниках XX в. Кларе Рашки (1908—1971) и бароне Габоре Андреански (1895—1967). Профессор Г. Андреански долгие годы работал как неботаник и лишь после выхода на пенсию в 1955 г. занялся палеоботаникой, выпустив 2 монографии, учебник палеоботаники на венгерском языке, множество статей, описав за эти годы 166 новых видов вымерших растений. Г. Андреански был кол-лектором и исследователем в области палеоботаники, а также превосходным педагогом. Ему удалось создать целую школу палеоботаников в Венгрии (15 учеников).

Название «Каталог типов листовых фоссилий, хранящихся в Венгрии» не вполне удачно. В нем не указаны возрастные пределы видов (местонахождений типов). Следовало добавить, что это каталог третичных растений. Кроме того, ведь речь идет не о типах фоссилий и не о типах листьев, а о номенклатурных типах видов, описанных по листьям, но не только «по листьям»! Названия некоторых родов показывают, что их виды описаны по плодам (*Leguminocarpon*, *Lithocarpus* и др.), точнее, по отпечаткам плодов. Также некоторое число таксонов описано по остаткам шишек, по отпечаткам чешуй шишек. Но эту неточность трудно поставить в вину составителям КATALOGа. Практика палеоботанических исследований такова, что разделение этой области науки на отрасли произошло в соответствии со способом извлечения фоссилий из недр земных, а не по таксономическому принципу, или, точнее, палеоботаники специализируются в зависимости от изучаемых ими типов фоссилий, а типы фоссилий тесно связаны со способом их извлечения из горных пород. Если палеоботанические образцы извлекаются путем размачивания или иного способа измельчения породы, то добытые мелкие фоссилии, чаще всего плоды и семена, изучает палеокарполог, а микроскопические остатки — палеопалинолог (споры и пыльцу), диатомолог или другие палеоальгологи. Палеоксилнолог получает свой материал, обычно объемный, из разных пород, слоистых и неслоистых, а ихнофитолог (от греч. *ichnos* — след, остаток, *phuton* — растение, *logos* — учение) — путем расщепления слоистых пород. Объектами изучения ихнофитолога являются отпечатки частей растений, чаще всего листьев. Поэтому ихнофитологи неизбежно становятся знатоками морфологии листьев, палеофиллогностями. Но, изучая палеофлору, любой палеоботаник стремится к возможно более полному ее познанию и не упускает из виду ни одной фоссилии. Ихнофитолог, будучи палеофиллогностом, стремится опознать и отпечатки побегов, корней, но прежде всего плодов и семян. Ихнофитолог является в сущности специалистом по плоским окаменелостям, среди которых наиболее обычны остатки листьев, но очень важны отпечатки плодов и семян. Наличие среди плоских окаменелостей (отпечатков частей растений) плодов и семян создает как бы мост между двумя разъединившимися отраслями палеоботаники — палеокарпологией и ихнофитологией. Ежегодно масса параллельных названий (в пределах одного рода) создается этими отраслями.

Описываются близкие или идентичные виды по остаткам плодов, по отпечаткам плодов и, конечно, по листьям.

Создание критических каталогов фитофоссилий может способствовать таксономической работе палеоботаников. Рецензируемый Каталог не относится к критическим, но его издание может быть расценено как первый шаг к подобного рода труду. В любом случае рецензируемый Каталог является хорошим пособием в практической работе палеоботаника-систематика.

С. Г. Жилин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 VI 1992

ХРОНИКА

УДК 58.736 + 061.3

© 1993

ТРЕТИЙ СЕМИНАР ILDIS (МЕЖДУНАРОДНАЯ КОМПЬЮТЕРНАЯ БАЗА ДАННЫХ СЕМЕЙСТВА БОБОВЫХ И ИНФОРМАЦИОННАЯ СЛУЖБА ПО БОБОВЫМ МИРА)

Yu. R. ROSKOV. THIRD ILDIS (INTERNATIONAL LEGUME DATABASE AND INFORMATION SERVICE) WORKSHOP

Очередной международный семинар ILDIS состоялся в университете г. Саутгемптона (Великобритания) с 7 по 9 июля 1992 г. Данный семинар явился третьим по счету из ставших уже традиционными рабочих совещаний, проводимых Координационным центром ILDIS.

Если кратко остановиться на истории существования семинаров ILDIS, то Первый семинар, состоявшийся в 1985 г., можно назвать организационным. Он был посвящен началу официального функционирования международной программы создания компьютерной базы данных семейства бобовых и сопутствующей ей информационной службы. Проект предусматривалось осуществить в две основные фазы. В рамках первой должен быть создан список видов семейства в мировом масштабе, включающий в себя их распространение на уровне стран и некоторые другие наиболее общие сведения о видах (более подробно об ILDIS см. в статье Бисби и др., 1992). В качестве основной компьютерной программы, поддерживающей базу данных (БД) ILDIS первой фазы, была принята ALICE Software (R. Allkin, P. Winfeld, Великобритания). В рамках второй фазы на основании стандартизированного списка запланировано развитие самостоятельных модулей БД, которые будут включать в себя информацию о таксономии видов, их фитохимии, азотфиксации симбионтов, хозяйственном использовании, банках семян и т. д.

На Втором семинаре (1988) были подведены промежуточные итоги развития первой фазы и намечена стратегия развития ILDIS. БД к этому времени включала в себя сведения о бобовых Европы, Африки и Америки.

Наиболее представительным по числу участников явился Третий семинар ILDIS (около 50 человек из более чем 11 стран мира). Он объединил представителей руководства ILDIS, составителей региональных БД, координаторов таксонов и руководителей модулей второй фазы проекта. Впервые в семинаре ILDIS участвовали российские ученые — создатели БД бобовых востока Европы, Северной и Центральной Азии (Г. П. Яковлев, А. К. Сытин, Ю. Р. Росков).

На данном семинаре были рассмотрены предварительные итоги завершения первой фазы проекта, а также начало работ по ряду блоков второй фазы и организационные аспекты создания информационной службы по бобовым.

Первый день заседаний целиком был посвящен подведению итогов формирования БД первой фазы.

С отчетным докладом выступил координатор проекта ILDIS F. Bisby (University of Southampton). Он изложил историю ILDIS и подвел основные итоги за период, прошедший со времени предыдущего семинара. В настоящее время

БД включает в себя около 16 000 видов, произрастающих в Европе, Африке, Северной и Южной Америке. Для каждого вида в БД приводятся его географическое распространение на уровне стран, минимальные морфологические признаки жизненной формы, литературные источники, содержащие наиболее полные современные описания, иллюстрации и карты распространения. При наличии данных указываются также местные названия, характеристики хозяйственного использования и статус видов, занесенных в «красные книги». Для видов африканской флоры (Lock, Simpson, 1991) даны характеристики местообитаний.

При содействии Royal Botanic Gardens Kew на основе БД ILDIS были выпущены две монографии — «Legumes of Africa. A Check-list» (1989) и «Legumes of West Asia. A Check-list» (1991).

За период, прошедший со времени предыдущего семинара, проект пополнился новыми участниками. В 1991 г. в ILDIS были приняты в качестве региональных центров Ботанический институт им. В. Л. Комарова (С.-Петербург, Россия), South China Botanical Institute (Guangzhou, China) и National Botanical Research Institute (Lucknow, India). В перечисленных центрах приступили к составлению региональных БД.

Продолжаются ранее начатые работы по созданию БД бобовых Средиземноморья, Индокитая и Австралии. Таким образом, вся территория Земного Шара разделена в ILDIS на 11 регионов (см. рисунок), каждый из которых имеет региональный центр, отвечающий за создание региональной БД. Завершение формируемых в данное время БД планируется в конце 1993 г. Затем все они будут объединены в общую БД «Бобовые Мира».

ILDIS приступает к созданию информационной службы по бобовым Мира. Сейчас разрабатываются основы использования современных средств связи для организации информационной сети ILDIS. К данному семинару выпущен первый рекламный буклет, включающий в себя образец предоставляемой информации о конкретном виде и бланки заказов БД и ожидаемых публикаций «Legumes of the World» и «Phytochemical Dictionary of the Leguminosae». Эти два справочных



Регионы, по которым ведется составление баз данных, входящих в ILDIS [рисунок приводится по Буклету ILDIS (1992)].

1 — Сев. и Южн. Америка, 2 — Европа (исключая европейские страны, входившие до 1991 г. в состав СССР), 3 — Африка, 4 и 5 — Зап. Азия и Ближний Восток, 6 — Вост. Европа, Сев. и Центр. Азия (страны, входившие в СССР, и Монголия), 7 — Южн. Азия, 8 — Китай, 9 — Индокитай, 10 — Мадагаскар и острова Индийского океана, 11 — Австралия.

издания ILDIS предполагает выпустить в ближайшие два года совместно с издателским центром Chapman and Hall Scientific Division (London).

Доклад R. Alkin (Royal Botanic Gardens Kew) был посвящен программному обеспечению ILDIS. С 1985 г. Проект активно использует программное обеспечение ALICE. В настоящее время ALICE Software состоит из пакета 9 программ для создания и эксплуатации баз данных биологического разнообразия. ALICE (версия 2.05) является основной программой для создания БД, внесения и редактирования данных, а также их вывода для конкретного вида. AMIE — программа сервисного обслуживания БД. ATEXT и AWRITE позволяют выводить информацию любой конфигурации в виде текстовых файлов с автоматической разметкой шрифтов, указанием необходимых сокращений и т. д. AQUERY — программа для составления списков видов, основанных на задаваемых пользователем комбинациях видовых параметров, внесенных в БД. NVIEW дает возможность облегченной таксономической эксплуатации БД посредством выведения в качестве меню списка таксонов низшего ранга при задании конкретного таксона более высокого ранга (при этом таксон, выбранный из этого списка, автоматически направляется в ALICE для последующего его использования). ALEX позволяет экспортировать данные из ALICE в другие БД в форматах SDF, dBASE, DELTA, XDF, Tabular or Fixed-length fields. ASLICE служит для выделения части информации в качестве самостоятельной дочерней БД в системе ALICE. SAM (новая программа) позволяет импортировать данные в ALICE из других БД через промежуточный формат ATF (ALICE Transfer Format).

ILDIS первой фазы на основе ALICE осуществляет активный импорт и экспорт данных. В ILDIS были импортированы данные из БД TROPICOS для бобовых Северной и Южной Америки, из БД ESFEDS для бобовых Европы. В ближайший год в ALICE должны поступить также данные из БД растений Австралии и Южной Азии.

На основе версии ALICE с фиксированными полями («restricted version» без возможности расширения полей) были созданы региональные БД Африки и Западной Азии; в стадии формирования находятся БД бобовых Восточной Европы, Северной и Центральной Азии, Китая, Индокитая, Мадагаскара и островов Индийского океана.

Во второй фазе проекта будет осуществляться экспорт данных в самостоятельные модули.

В первый же день под председательством J. M. Lock (Royal Botanic Gardens Kew) состоялась демонстрация и обсуждение региональных БД Индокитая (авторы J. M. Lock, J. Heald, Royal Botanic Gardens Kew), Восточной Европы, Северной и Центральной Азии (авторы Ю. Р. Росков, А. К. Сытин, Г. П. Яковлев, БИН) и Китая (авторы D. X. Zhang, T. L. Wu, T. C. Chen). БД бобовых флоры регионов бывшего СССР и Монголии имеет несколько отличий в структуре информации от остальных представленных в этот день БД. Информация о таксономии видов, их жизненной форме, хозяйственном использовании и местных названиях несколько шире, чем это определено стандартом ILDIS. В данную БД вводится информация о местообитаниях видов, представленная в трех полях: «макрорельеф», «тип растительности» и «субстрат». Остальные региональные составители на данном этапе отказались от учета экологических данных из-за отсутствия общепринятой их классификации. Расширение объема информации в нашей БД обусловлено ее ориентацией на существование в качестве самостоятельной единицы с последующей адаптацией к русскоязычному пользователю преимущественно таксономического профиля.

Была также продемонстрирована резидентная программа AREAS (ALICE Resident Area Selector), созданная М. В. Соловьевым (С.-Петербургский университет) в сотрудничестве с Ю. Р. Росковым специально для рабочей группы БИН. Программа позволяет вносить в БД информацию о распространении

видов по административным областям (СССР. Административно-территориальное деление союзных республик, 1987), используя флористическое деление, принято в основных «флорах» и «определителях» региона.

Состоялся также «круглый стол» координаторов таксонов на уровне триб по председательством R. M. Polhill (Royal Botanic Gardens Kew). Было отмечено, что все участники прекрасно сознают те сложности, которые неизбежно возникнут в работе над объединением различных точек зрения систематиков на объем ранг конкретного таксона. Основой таксономического консенсуса должны стать консультации с наибольшим количеством специалистов и рекомендации компетентных экспертов. Подчеркнуто большое значение работ над БД для упорядочения номенклатуры бобовых, а также интегрирующее начало, заложенное ILDIS и способствующее объединению специалистов.

Второй день семинара был посвящен обсуждению второй фазы проекта. В рамках второй фазы с 1992 г. начато развитие модуля «Фитохимия», в стадии обсуждения находятся основы реализации модулей «Азотфиксация», «Гермоплазма», «Хозяйственное использование», «Биотехнология и селекция», «Цитология» и «Систематика».

Доклад о фитохимическом модуле представил J. Buckingham (Chapman and Hall Scientific Division, London). Проект «Фитохимия бобовых» осуществляется ILDIS совместно с издательским центром Chapman and Hall Scientific Division. Из БД ILDIS первой фазы будут экспортированы поля таксономических данных и дополнены создаваемыми полями «Вещество», «Орган локализации», «Источники данных». Таким образом, в БД будет объединена таксономическая синонимика бобовых и синонимика наименований химических веществ, приводимых для данных растений в различных источниках. Завершение БД планируется в 1993 г. Издательский центр выпустит версию БД на лазерном диске (CD-ROM) и подготовит издание справочника «Phytochemical Dictionary of the *Leguminosae*».

J. Zarucchi (Missouri Botanical Garden, St. Louis) проинформировал о подготовке модуля «Систематика бобовых». Каждый формирующийся модуль второй фазы будет неизбежно нуждаться в достоверном таксономическом и номенклатурном обеспечении. Помимо этого, необходимо развитие собственно таксономического блока, который должен стать основой для работы систематиков. В этом блоке должны быть отражены различные точки зрения на объем и структуру того или иного таксона, типификация видов. Он должен включать в себя описания видов, ключи для их определения и т. д. В настоящее время наиболее подходящим для этих целей программным обеспечением является TROPICOS (Missouri Botanical Garden St. Louis). Возглавлять этот блок проекта будут R. M. Polhill и F. A. Bisby.

N. Maxted (Birmingham University) продемонстрировал проект модуля «Гермоплазма бобовых». Предполагаемая БД будет содержать сведения о месте хранения семян бобовых, включая банки и коллекции семян, семенные фонды ботанических садов. Для каждого образца будут сообщаться сведения о происхождении этих семян, коллекторе, дате сбора, условиях хранения и прорастания. БД будет содержать также адреса и имена кураторов учетных хранилищ семян.

В докладе J. H. Kirkbride (USDA, Beltsville) была представлена информация о модуле «Nodulation». В данном модуле предусмотрен сбор сведений о видах, образующих в естественных условиях клубеньки с азотфиксирующими симбионтами. Будут включены данные о видах, способных образовывать клубеньки в экспериментальных условиях, но лишенных их в природе. БД создается на основе ALICE Software и основана на списке видов, экспортируемом из ILDIS первой фазы.

Третий день был посвящен обсуждению перспектив развития проекта ILDIS. Состоялись демонстрации и обсуждения разработок компьютерных программ для последующих фаз проекта (M. Dadd, J. Buckingham, B. Anderson, R. White,

R. Allkin, P. Winfeld). Большой интерес вызвала экспериментальная БД рода *Vicia* (R. White, F. Bisby), совмещенная с компьютерными ключами, имеющими графические иллюстрации морфологических признаков, и содержащая изображения видов. Было отмечено, что в существующем виде это — великолепное пособие для обучения студентов на курсах систематики растений.

Отмечена перспективность переноса информации БД на лазерные диски. Этот путь, по-видимому, будет принят при распространении основной БД ILDIS.

Много внимания было уделено развитию информационной службы на основе современных средств связи. Наиболее приемлемой и доступной в настоящее время признана электронная почта, наиболее перспективной — глобальные компьютерные сети, использующие трансконтинентальную космическую связь.

Завершился семинар совещанием директратора ILDIS, в котором приняли участие F. A. Bisby, J. Burnet, J. van der Maesen, R. M. Polhill, J. M. Zarucchi и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бисби Ф. А., Росков Ю. Р., Сытин А. К., Яковлев Г. П. Международная программа создания базы данных и информационной службы по бобовым — ILDIS // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 43—48. — СССР. Административно-территориальное деление союзных республик. М.: Известия, 1987. 672 с. — ILDIS [Буклет]. Southampton, 1992. — Lock J. M. Legumes of Africa. A Check-list. Kew, 1989. 619 p. — Lock J. M., Simpson K. Legumes of West Asia. A Check-List. Kew, 1991. 263 p.

Ю. Р. Росков

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 XII 1992

УДК 002.704.31 (063) : 581.3

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 5

XI МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «ЭМБРИОЛОГИЯ И СЕМЕННАЯ РЕПРОДУКЦИЯ» (3—7 июля 1990 г., Ленинград, СССР)

E. N. GERASIMOVA-NAVASHINA, T. B. BATYGINA, A. A. CHEBOTAR. THE XI INTERNATIONAL SYMPOSIUM «EMBRYOLOGY AND SEED REPRODUCTION» (July, 3—7, 1990, Leningrad, USSR)

3—7 июля 1990 г. впервые в Советском Союзе состоялся XI Международный эмбриологический симпозиум (МЭС) «Embryology and seed reproduction», который проходил в Ленинграде под эгидой Всесоюзного ботанического общества и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Организатором симпозиума была лаборатория эмбриологии БИН, возглавляемая Т. Б. Батыгиной. Большую помощь в его подготовке и проведении оказали Саратовский университет, Институт садоводства и виноградарства МССР, Институт ботаники Азербайджанской ССР, Институт ботаники Узбекской ССР, Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова и Государственный Никитский ботанический сад. Неоценима была поддержка Ленинградского городского исполкома.

Организационный комитет XI МЭС: президент — директор БИН Л. Ю. Буданцев; вице-президент Т. Б. Батыгина; секретарь О. П. Камелина; члены оргкомитета: В. П. Банникова, Г. Е. Гваладзе, Е. Н. Герасимова-Навашина, Л. В. Ковалева, Э. С. Терехин, В. Н. Тихомиров, Д. Ю. Турсунов, В. С. Тырнов, А. А. Чеботарь, М. С. Яковлев.

В связи со сложной экологической обстановкой в мире основной целью симпозиума было обсудить вопросы, связанные с изучением системы репродукции растений, и определить тенденции развития эмбриологической науки в целом.

Поэтому научная программа симпозиума «Embryology and seed reproduction» тематически была разделена на 7 секций (А—Г) и отражала следующие направления:

проблемы эволюции гаметофита, зародыша и эндосперма у семенных растений;

системы репродукции;

структурные и функциональные аспекты развития пыльника;

структурные и функциональные аспекты развития семязпочки и семени;

экспериментальная эмбриология;

эмбриология и антропоэкология;

эмбриология и таксономия.

Принимая во внимание исключительно большое значение репродуктивных процессов как основы воспроизведения всего биологического разнообразия на Земле и учитывая возросшую роль эмбриологии для таких дисциплин, как генетика, селекция, физиология, биохимия и охрана растительного мира, участники симпозиума решили создать Международную ассоциацию эмбриологов «International Association of Sexual Plant Reproduction Research».

На заключительном пленарном заседании симпозиума после обсуждения был принят Устав и утверждено Правление ассоциации, председателем которого был избран Р. В. Кнох (Австралия). От Советского Союза в состав Правления вошла Т. Б. Батыгина.

Оргкомитет утвердил медаль имени известного русского ботаника-эмбриолога С. Г. Навашина. Награждены ею были наиболее известные советские эмбриологи [Е. С. Александровский (Ташкент), В. П. Банникова (Киев), Т. Б. Батыгина (Ленинград), Е. Н. Герасимова-Навашина (Москва), Г. Е. Гваладзе (Тбилиси), И. П. Ермаков (Москва), А. И. Здруйковская-Рихтер (Ялта), М. Д. Иоффе (Ленинград), О. П. Камелина (Ленинград), Г. В. Канделаки (Тбилиси), Е. Л. Кордюм (Киев), А. И. Литвак (Кишинев), Т. Н. Наумова (Ленинград), З. И. Никитичева (Ленинград), В. А. Руми (Ташкент), Э. С. Терехин (Ленинград), В. Н. Тихомиров (Москва), Д. Ю. Турсунов (Ташкент), О. А. Хведынич (Киев), А. А. Чеботарь (Ялта), М. С. Яковлев (Ленинград)] и зарубежные эмбриологи [L. Albertini (Франция), J. Bednara (Польша), N. N. Bhandari (Индия), M. Cresti (Италия), R. Czapik (Польша), O. Erdelská (Чехословакия), A. Esen (США), Favre-Duchatre (Франция), Guo Zhong-Shen (Китай), J. Heslop-Harrison (Англия), K. S. Jagadish Chandra (Индия), W. A. Jensen (США), B. M. Johri (Индия), R. N. Kapil (Индия), R. В. Кнох (Австралия), K. K. Lakshmanan (Индия), A. Lebeque (Франция), H. F. Linskens (Нидерланды), J. P. Maskarenhas (США), H. Miki-Hirosige (Япония), H. L. Mogensen (США), H. Y. Mohan Ram (Индия), V. Nuti Ronchi (Италия), E. Pacini (Италия), J. Pare (Франция), V. Raghavan (США), N. S. Rangaswamy (Индия), B. Rodkiewicz (Польша), K. Steffen (Германия), Tang Pei-Hua (Китай), M. T. M. Willemse (Нидерланды)].

Оргкомитет внес предложение о придании медали им. С. Г. Навашина статуса международной.

В работе XI МЭС приняло участие свыше 450 эмбриологов, в том числе 127 иностранных ученых — представителей 27 стран разных континентов: Европа (Великобритания, Франция, Испания, Италия, Португалия, Швеция, Дания, ФРГ, Болгария, Польша, Чехословакия, Венгрия); Азия (Япония, Китай, Монголия); Северная и Южная Америка (США, Канада, Чили, Перу, Аргентина); Африка (ЮАР); Австралия.

Наша страна была представлена специалистами из ботанических учреждений, университетов и педагогических институтов 11 союзных республик. Ими было сделано 55 докладов и 196 стендовых сообщений. Всего на симпозиуме было сделано 118 докладов и представлено 252 стендовых сообщения.

Все заседания симпозиума проходили в двух залах гостиницы «Ленинград», оснащенных оборудованием для синхронного перевода. Рабочими языками были русский и английский. На церемонии открытия симпозиума с приветственным словом выступили: президент симпозиума Л. Ю. Буданцев, вице-президент Т. Б. Батыгина, зам. директора Ботанического института К. Л. Виноградова, вице-президент Ленинградского научного центра АН СССР С. Г. Инге-Вечтомов, председатель исполкома Горсовета Ленинграда А. А. Щелканов и вице-президент Ботанического общества СССР В. Н. Тихомиров.

Были проведены два пленарных и секционные заседания.

На первом пленарном заседании В. М. Johri (Индия), Э. С. Терехин (СССР) и V. Raghavan (США) сделали обобщающие доклады по основным направлениям изучения структур, функций и эволюции репродуктивных процессов. Были рассмотрены вопросы гомологии и филогении растений и показана значимость фундаментальных эмбриологических исследований для выявления общих закономерностей процесса репродукции растений и решения ряда вопросов систематики, генетики и селекции. В центре внимания были процессы двойного оплодотворения, эмбриогенеза, строения и метаболизма пыльника, семязачатка, семени и плода, что позволило авторам поставить и обсудить такие общебиологические проблемы, как происхождение цветковых растений и установление эволюционных уровней.

А. Проблемы эволюции гаметофита, зародыша и эндосперма у семенных растений

В центре внимания этой секции был комплекс сложных проблем, связанных с изучением типов мейоза и филогении высших растений (М. С. Яковлев, СССР), происхождения зародышевого мешка (Г. Е. Гваладзе, М. Ш. Ахалкаци, СССР), а также неоплазмы у высших растений (А. А. Чеботарь, СССР). Сведения о неоплазме мохообразных, папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных продолжают оставаться противоречивыми. А. А. Чеботарь сформулировал гипотезу о становлении цитоплазмы зиготы — неоплазмозиготогенезе, который рассматривается как специфическое инвариантное продолжение новообразования цитоплазматических структур, начавшееся в ходе дифференциации половых клеток.

Одной из важнейших проблем, связанных с происхождением цветковых растений, — проблеме происхождения однодольности были посвящены доклады К. К. Lakshmanan (Индия), Г. Е. Титовой (СССР), М. Juguet (Франция), Л. Г. Красникова (СССР), в которых авторы предложили ряд новых концепций, позволяющих по-иному взглянуть на взаимосвязь однодольных и двудольных растений. Доклад Е. Л. Кордюм был посвящен вопросам параллелизма и конвергенции генеративных органов у цветковых растений. Большой интерес представлял доклад А. Н. Кравченко (СССР) о роли гаметофитной селекции в эволюции и гибридизации.

В. Системы репродукции

На этой секции выделились два основных направления — изучение процесса амфи- и апомиксиса и генетические аспекты воспроизведения и размножения растений, рассматривавшиеся на разных уровнях — от аутоэкологического до популяционного с использованием различных методов исследования. В некоторых докладах был затронут вопрос о цитоскелете и его роли в системе репродукции.

Заслуживают особого внимания результаты изучения вариабельности развития эндосперма при амфи- и апомиксисе у покрытосеменных, прозвучавшие в докладе R. Czápik (Польша). Большой интерес вызвали доклады И. П. Ермакова и М. А. Гусаковской (СССР) о развитии женского гаметофита у апомиктичных

видов *Asteraceae*. Н. А. Шишкинская представила убедительные данные об апомиксисе в системе репродукции дикорастущих злаков, подтверждающие разработанную ею классификацию апомиксиса. Т. Б. Батыгина в свете предложенной ею ранее концепции о бесполом размножении обсудила вопрос о положении в системе репродукции растений таких явлений, как кливажная, нуцеллярная и интегументальная эмбриоидогения, и некоторых форм псевдовивипарии. Ею убедительно показано, что бесполоя репродукция представлена двумя типами — эмбриоидогенным и гемморизогенным, а не одним — гемморизогенным, как считалось ранее. Таким образом, установлено, что существует три способа (пути) образования спорофита (а не два, как считалось ранее) — эмбриогенез, эмбриоидогенез, гемморизогенез. Эти пути и способы универсальны *in situ*, *in vivo* и *in vitro*. К. S. J. Chandra и К. J. T. Saraswathi (Индия) представили оригинальные данные о вивипарии у *Poaceae*. Представляет интерес доклад Н. Y. Mohan Ram и А. Juneja (Индия) о формировании настоящих семян у картофеля. В основу предложенной классификации семян положен размер зародыша.

В вызвавшем дискуссию докладе «Embryology of the apogamous fern *Pteris cretica*» E. Sheffield, S. M. Laird и F. A. El Desouky (Англия), используя электронную микроскопию и автордиографию, наглядно показали, что клетки, из которых формируются апогамные зародыши, имеют плазмодесмы. С альтернативной точкой зрения выступила Т. Н. Наумова (СССР), рассматривая ультраструктуру инициальной клетки нуцеллуса некоторых видов цветковых. Т. Н. Наумова показала, что при формировании адвентивных зародышей, а также зародышей из неоплодотворенной синергиды происходят утрата плазмодесм, утолщение клеточной оболочки, изменение в структуре протопласта. В ряде других докладов были освещены механизмы активации женского гаметофита, эмбриологической гетерогенности растений (Л. И. Орел, СССР) и мониторинга микрогаметофитогенеза (С. О. Батулин, СССР).

Следует особо отметить, что в этой секции были представлены доклады, в которых освещались генетические аспекты систем репродукции. В частности, С. П. Соснихиной, А. Г. Смирновым и Е. И. Михайловой (СССР) был рассмотрен вопрос о генетическом контроле мужской стерильности ржи, а В. С. Тырновым — генетическая регуляция гаплоидии у растений.

Аспекты, обсуждаемые в устных докладах, нашли свое отражение и в стендовых сообщениях. Заслуженное внимание советскими учеными было уделено проблеме воспроизведения редких и исчезающих видов растений (Е. С. Александровский, СССР; С. В. Шевченко, СССР; М. В. Ракова, СССР; В. В. Назаров, СССР; Т. Б. Батыгина, СССР). Так, например, С. В. Шевченко на основании изучения процессов формирования элементов пыльника и семязпочки, оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенеза установлены причины слабого семенного воспроизведения *Pistacia mutica* и предложен путь преодоления пустосемянности.

С. Структурные и функциональные аспекты строения пыльника

На этой секции в устных и стендовых докладах большое внимание было уделено проблеме мейоза как с позиций морфогенеза, так и в отношении его генетического регулирования. Представленные работы характеризуются высоким уровнем методологии, в них нашли отражение современные представления об изменениях ультраструктуры и поведения органелл в процессе микроспорогенеза и формирования пыльцы. Так, в докладе N. S. Rangaswamy и J. Subramanyan (Индия) с помощью компьютерного анализа результатов более 700 работ выявлен характер детерминированности процесса микроспорогенеза и корреляции типа тетрад микроспор с типом микроспорогенеза. В блестящем докладе J. P. Mascarenhas (США) был дан анализ специфических генов-промоторов, ответственных за развитие пыльцы. Генетическим аспектам процессов

формирования микроспор и пыльцы был посвящен целый ряд интересных докладов как советских, так и зарубежных ученых. Во многих докладах нашло отражение изучение морфогенеза пыльника и его элементов у представителей разных таксонов на световом (Sh. Chorolsuren, Монголия; О. П. Камелина, О. Б. Проскурина, СССР; и др.) и ультраструктурном (B. Rodkiewicz, K. Kudlicka, Польша; В. К. Симоненко, СССР; J. Rowley, Н. И. Габараева, В. Walles, Швеция, СССР) уровнях.

Особый интерес вызвал ряд докладов о компонентах цитоскелета микроспор, пыльцы и пыльцевых трубок, например доклады М. Cresti (Италия) и С. С. Татинцевой (СССР). Широкий размах эти работы приобрели в связи с разработкой новых подходов к изучению механизмов дифференциации пыльника на разных этапах.

Привлекли внимание также доклады, в которых обсуждались гистохимические и иммунохимические аспекты пыльника (A. Souvre, G. Albertini, C. Kermorvant, Франция; J. D. Alche, M. C. Fernandez, Rodriguez-Garcia, Испания; I. Niegi, E. Pacini, Италия; Noher de Halac, Аргентина; Н. М. Горенштейн, Р. С. Тарасова, Е. В. Левитес, СССР).

Д. Структурные и функциональные аспекты развития семязчатки и семени

В докладах и стендах секции были рассмотрены различные аспекты морфогенеза, дифференциации и ультраструктуры основных элементов зародышевого мешка в период его развития и во время оплодотворения у различных представителей покрытосеменных. Высказан ряд гипотез о функциональном значении антипод и синергид (Т. А. Плющ, СССР; К. Engell, Дания; и др.).

Е. Н. Герасимова-Навашина представила дальнейшее развитие своей гипотезы о двойном оплодотворении и подчеркнула роль экологических условий для осуществления того или иного типа оплодотворения. W. A. Jensen с соавт. (США) еще раз показали (на примере подсолнечника) генезис оболочки яйцеклетки до, во время и после оплодотворения. В том же ключе был сделан доклад N. Bhandari и P. Chitralekha (Индия).

Большой интерес вызвал доклад Н. L. Mogensen (США), посвященный ультраструктуре и пространственной реконструкции спермиев и центральной клетки у ячменя.

Прекрасно иллюстрированный микрофотографиями доклад о механизме двойного оплодотворения у *Tulipa* был представлен В. П. Печеницыным. В докладе О. А. Хведынич и Е. А. Кравец (СССР) показана взаимозависимость между типом зародышевого мешка и процессом двойного оплодотворения. К сожалению, следует отметить, что все меньше и меньше ученых занимается вопросами двойного оплодотворения. М. С. Webb и В. E. S. Gunning (Австралия) доложили о преобразовании цитоскелета в процессе мегаспорогенеза и оплодотворения у *Arabidopsis*.

Специальное заседание было посвящено структуре, функциям и происхождению семязчатка. В обстоятельных докладах F. Boesewinkel (Нидерланды), F. Bouman (Нидерланды) и З. И. Никитичевой (СССР) освещены вопросы происхождения разных типов семязчатка и возможные пути перехода от битегмальных к унитегмальным семязчаткам, а также показана роль сложных морфогенетических корреляций в развитии семязчатка и семени.

Интересен феномен наличия многоядерных клеток во внутреннем интегументе *Helioptila amplexicaulis*, обнаруженный Г. Б. Родионовой (СССР); он подтвержден ею и для других представителей сем. *Brassicaceae*. Высказана гипотеза о происхождении этих клеток и их функциях.

Результаты применения гистохимических методов и системного подхода к изучению семязчатка у различных цветковых позволили И. И. Шамрову (СССР) выделить отдельные критические периоды в их развитии. Сравнительному изучению развития семязчатка и зародыша лотоса *in situ* и *in vivo* посвящен доклад

В. Е. Васильевой (СССР). Несомненно, заслуживают внимания данные по иммунохимии А. Esen (США) и М. Herrero с соавт. (Испания).

Е. Экспериментальная эмбриология

Эта секция была очень разносторонней и самой крупной по числу докладов. На ней был рассмотрен целый ряд важнейших проблем морфогенеза, таких как оплодотворение в естественных условиях и в культуре *in vitro*, нормальный эмбриогенез и эмбриоидогенез, проблема получения семян при несовместимых скрещиваниях, а также получения искусственных семян, вопросы, связанные с гормональной регуляцией эмбриогенеза и эмбриоидогенеза, экспрессии генов и клеточной дифференциации. Особого внимания заслуживает доклад V. Nuti Ronchi (Италия), в котором рассмотрены механизмы полиплоидизации и редукции плоидности в культуре *in vitro*, а также формирование соматических зародышей.

Интересным был доклад Б. Ф. Ванюшина и М. Д. Кирнос (СССР) о механизме контроля экспрессии генов и клеточной дифференциации. В этом же аспекте были сделаны доклады А. Ю. Маковейчука (СССР) о гормональной регуляции эмбриоидогенеза, а также О. Erdelská (Чехословакия) о получении кливажной полиэмбрионии у злаков при воздействии химических реагентов.

Все большее значение приобретают знания эмбриологии для практической селекции и семеноводства. Получению искусственных семян были посвящены доклады Guo Zhongshen (Китай), Н. А. Моисеевой с соавт. (СССР), Н. С. Chaturvedi и М. Sharma (Индия), которые продемонстрировали необходимость дальнейших эмбриологических исследований для совершенствования технологий получения полноценных семян.

Ф. Эмбриология и антропоэкология

Доклады и стенды секции освещали процессы, обуславливающие успех репродукции: взаимодействие пыльцы и пестика в процессе опыления и поиск специфических факторов узнавания (Т. Gaude и др., Франция; Tang Pei-hua и др., Китай; Ковалева, СССР), особенности роста пыльцевых трубок в завязи (М. Т. М. Willemse и др., Нидерланды) при различных способах опыления (J. Janson, Нидерланды) и в культуре *in vitro* (К. В. Ильченко, СССР).

Заслужили внимания доклады, касающиеся механизмов, обеспечивающих опыление, оплодотворение и формирование полноценных семян в различных экологических условиях, освещающие возможные пути их адаптации в процессе эволюции (Д. Ю. Турсунов, СССР; Н. Namai, R. Ohsawa, Япония; М. И. Гаччиладзе, А. А. Ашурметов, СССР; и др.).

Ряд докладов был посвящен проблеме адаптации растений в условиях загрязнения окружающей среды (И. И. Ругузов, Е. Ф. Молчанов, Г. В. Зуева, Л. Г. Бабушкина, СССР).

Для докладов этой секции характерно углубленное изучение процессов с применением молекулярных методов исследования.

Г. Эмбриология и таксономия

Самая малочисленная секция, хотя, несомненно, это направление работ является очень важным для систематики и филогении. В докладах были обсуждены теоретические аспекты применения эмбриологических признаков в систематике двудольных (А. Lebegue, Франция) и представлен анализ распределения основных эмбриологических признаков у магнолиофитов, дана филогенетическая оценка этих признаков, показана степень изменчивости каждого из них (О. П. Камелина, СССР).

В докладе R. N. Kapil и A. K. Bhatnagar (Индия) на основе изучения особенностей эмбриологии еще раз наглядно показаны таксономические взаимосвязи семейств *Stylidiaceae* и *Donatiaceae*. Различия, проявляющиеся в эмбриологических признаках между видами рода *Solidago*, показаны в докладе J. Malecka и K. Musial (Польша). X. X. Джалилова и Н. А. Гревцова (СССР) рассмотрели различные аспекты эмбриологии представителей рода *Lupinus*. В докладах О. Б. Проскуриной и О. П. Камелиной (СССР), М. И. Чубирко (СССР), Т. Е. Матюниной (СССР) с помощью эмбриологических признаков уточнялись систематическое положение и ранг некоторых таксонов. Были также продемонстрированы возможности комплексного метода (J. Page, Франция) и компьютеров (Г. М. Ильина, СССР).

На этой секции ставились проблемы не только систематической, но и экологической эмбриологии. Так, в стендовых докладах Т. А. Никатадзе-Пантулая (СССР), Л. А. Кобахидзе, М. И. Гачечиладзе, Г. Е. Гваладзе и Е. Я. Кобаснидзе (СССР) и в ряде других приведен детальный анализ эмбриологии некоторых видов в связи с их экологией и выявлены причины уменьшения семенной продуктивности. Актуальность подобных исследований несомненна и, вероятно, при обсуждении их можно было бы выделить в отдельную секцию.

Оценивая в целом работу XI Международного симпозиума «Embryology and seed reproduction», следует особо отметить его хорошую организацию, высокий научный уровень обсуждаемых проблем и большое число участников из различных стран, что позволяет приравнять симпозиум к уровню конгрессов. В научной программе симпозиума нашли отражение основные проблемы современных исследований по эмбриологии и системам репродукции растений, а также тенденции развития всей эмбриологической науки. Хочется подчеркнуть большую роль советских ученых, представивших основную часть теоретических докладов. Особенностью этого симпозиума было то, что объектами исследований служили не только представители дикой флоры, но и важнейшие хозяйственно ценные культуры и что обсуждались вопросы, связанные с практикой сельского хозяйства и глобальными экологическими проблемами. Большая часть представленных докладов была доложена на высоком научно-методическом уровне, хорошо проиллюстрирована и оформлена. Симпозиум продемонстрировал большую значимость эмбриологической науки для развития смежных наук, для познания отдельных этапов онтогенеза. Участие генетиков и морфологов еще раз показывает, что без фундаментальных знаний в области эмбриологии и комплексного подхода к решению проблем репродукции растений в настоящее время невозможно понять сущность естественных процессов и способов управления ими.

Считаем своим приятным долгом выразить искреннюю сердечную благодарность коллективу лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова и президенту симпозиума Л. Ю. Буданцеву, взявшим на себя огромный труд по организации симпозиума.

Е. Н. Герасимова-Навашина, Т. Б. Батыгина, А. А. Чеботарь

Институт химической физики
Москва

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 24 IV 1991

III СОВЕЩАНИЕ ПО КАРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ)

L. I. SVESCHNIKOVA. THE THIRD CONFERENCE OF PLANT KARYOLOGY (ST. PETERSBURG)

7—9 апреля 1992 г. в Санкт-Петербурге в Ботаническом институте РАН состоялось III Совещание по кариологии растений, организованное лабораторией биосистематики и цитологии БИН. В программу и тезисы Совещания было включено 63 доклада. В Совещании принял участие 41 человек из 15 научных учреждений России и СНГ. К сожалению, многие не смогли приехать по не зависящим от них обстоятельствам.

В ходе Совещания были заслушаны два заказных доклада (В. Г. Грифа и Н. С. Бадаева) и 21 доклад по основным направлениям кариологических исследований: по проблеме организации хромосомного аппарата растений и его эволюции, по итогам кариосистематического изучения региональных флор и отдельных таксонов, по вопросам разработки и совершенствования методов кариологических исследований. Кроме того, заслушан интересный информационный доклад А. В. Зеленина по исследованию хромосом человека.

Доклад В. Г. Грифа (С.-Петербург) «Перспективы развития кариологии растений» касался важнейших вопросов детального углубленного анализа хромосом при биосистематических исследованиях, посвященных вопросам внутривидовой дивергенции, формо- и видообразования в различных систематических группах. В докладе рассматривались критерии кариотипа, особенности изучения числа хромосом, размеров хромосом, центромерного индекса, указывалось на необходимость учитывать антропогенный прессинг как фактор не только мутагенного, но и видообразовательного процесса. Большое внимание было уделено новым методам исследования: 1) стандартизации приемов измерения хромосом, машинному анализу хромосом с помощью новейших приборов — анализаторов изображений; 2) внедрению новейших методов исследования хромосом с помощью дифференциальной окраски по Гимза и флюорохромами, значительно повышающих возможности идентификации хромосом; 3) внедрению «индекса спирализации» хромосом как коэффициента измерения параметров хромосом в зависимости от предобработки, фиксатора и др.; 4) количественной и качественной цитофотометрии; исследованию содержания ДНК на геном и т. д.

Интересным и очень информативным был доклад А. В. Зеленина (Москва) «Программа исследования генома человека». Развернутые с 1985 г. в мире исследования генома человека способствовали созданию в нашей стране базы для активного развития медицинской генетики, разработки новых методов (секвенирования, геномной дактилоскопии), создания банков данных и так далее. Конечным итогом этой программы должно стать секвенирование (полное выявление нуклеотидных последовательностей), что положит начало новым исследованиям для понимания функционирования генома человека.

В докладе Н. С. Бадаева (Москва) «Хромосомная организация генома злаков» были рассмотрены некоторые вопросы хромосомной организации генома и особенности формирования кариотипа злаков. Из многочисленных данных, накопленных к настоящему времени, следует, что генотип-средовые взаимодействия влияют не только на фенотип, но и на геном. Данные, полученные при исследовании процесса формирования кариотипа гибридных линий мягкой пшеницы и пшеницы Тимофеева, а также при исследовании скорости стабилизации гомеологичных хромосом у тетраплоидных тритикале, могут быть использованы в хромосомной инженерии злаков.

На основании изучения структурного гетерохроматина у ржи, пшеницы, ячменя и тритикале выявлен блочный принцип организации хромосом и генома. Статистически показано, что распределение С-блоков не случайно, а периодически. Таким образом, обнаружен единый для всех изученных видов принцип

организации хромосом. Наличие блочного принципа организации хромосом подтверждается тем, что многие гены разных видов эукариот расположены не случайно, а сгруппированы в определенной последовательности в большие блоки генов, структура которых остается неизменной для многих видов.

Значительная группа докладов посвящена вопросам кариологического изучения отдельных семейств, родов, видов и популяций растений. Это доклады Л. И. Абрамовой (С.-Петербург) по роду *Polygonatum*, С. Н. Сорокина (С.-Петербург) по трибе *Aveneae* из сем. *Poaceae*, И. Н. Сафоновой (С.-Петербург) по сем. *Papaveraceae*, Г. Л. Кудряшовой (С.-Петербург) по роду *Allium*, Т. В. Алексеевой (Москва) по трибе *Foeniculinae* из сем. *Apiaceae*, М. Т. Давлианидзе (Тбилиси) по роду *Gagea*, М. Г. Васильевой, Ю. В. Даушкевич, М. Г. Пименова (Москва) по сем. *Apiaceae*, Р. А. Фатхутдиновой (Уфа) по роду *Polygonum*, А. Л. Буданцева, Е. А. Земсковой, Т. Г. Демичевой (С.-Петербург) по трибе *Nepeteae* сем. *Lamiaceae*.

В докладах рассматривались вопросы эволюционных преобразований кариотипа (Сорокин, Давлианидзе), таксономической значимости кариологических признаков (Сафонова, Кудряшова), эволюционного изменения основного числа хромосом (Абрамова; Буданцев, Земскова, Семичева), внутривидовой изменчивости хромосомных чисел у зонтичных (Васильева, Даушкевич, Пименов) и др.

Два доклада были посвящены исследованию полиплоидных комплексов. С. А. Дмитриева (Минск) в докладе «Цитотаксономический анализ полиплоидных комплексов Белоруссии» показала, что во флоре Белоруссии, по современным данным, 2% видов представлены полиплоидными комплексами, хотя это — типичная флора умеренного климата и равнинного рельефа. Автор считает, что полиплоидизация является фактором экологической дифференциации видов. Полиплоиды, по наблюдениям автора, приурочены к увлажненным экотопам.

В докладе А. Н. Лавренко (Сыктывкар) «Кариосистематическое исследование флоры северо-востока европейской части России» изучены представители разных родов и семейств. Показаны особенности родообразования у лютиковых, исследованы полиплоидные комплексы у *Ficaria*, а у видов рода *Achillea* отмечены полиплоидные формы в зоне антропогенного воздействия. Показаны отдельные виды, устойчивые к этим факторам.

Вопросы кариологического полиморфизма в популяциях хвойных растений рассмотрены в докладах Е. Н. Муратовой, Т. С. Седельниковой (Красноярск) и Н. А. Калашник, Л. П. Преснухиной (Уфа). Исследованы многочисленные популяции сосны обыкновенной в контрастных экологических условиях и различных природно-климатических зонах; выявлен высокий уровень изменчивости цитогенетических признаков, наблюдались различия по структуре кариотипов, активности ядрышкового организатора, степени спонтанного мутационного процесса. По данным Е. Н. Муратовой, при изучении большого числа популяций сибирских хвойных на южных, юго-восточных и северных границах ареалов выявлен широкий спектр внутривидового полиморфизма кариологических признаков, в том числе структурные мутации типа кольцевых и полицентрических хромосом; нарушение митоза; анеуплоидия и миксоплоидия.

Два доклада на Совещании были посвящены изучению ядерной ДНК у растений. В докладе К. Ф. Ефимова (Владикавказ) «Ядерная ДНК в роде *Vicia* L.» показана связь между объемом хромосом и количеством ДНК в ядрах, между плоидностью и принадлежностью видов к тому или иному подроду. Н. Н. Беляева (С.-Петербург) в докладе «Фотометрическое изучение триллиумов российского Дальнего Востока» сообщила, что полученные ею данные по количеству ДНК у триллиумов позволяют различать виды по этому признаку. Кроме того, эти данные подтверждают выделение *Trillium camschatcense* с о-ва Кунашир в самостоятельный вид.

Использование методов дифференциальной окраски широко применяется в исследовании кариотипов как культурных, так и дикорастущих растений.

В докладах О. В. Муравенко, А. А. Атаевой, Н. С. Бадаева (Ашхабад, Москва) по хромосомам *Hordeum spontaneum*, О. В. Муравенко, Г. А. Карыевой, В. Н. Казанцевой, Н. С. Бадаева (Ашхабад, Москва) по *Dolichos lablab* (метод С-окраски хромосом), Н. А. Агафоновой (С.-Петербург) по хромосомам пшеницы (метод НКГ), В. В. Коцерыбы (С.-Петербург) по хромосомам *Lolium multiflorum*, *L. perenne* (метод предобработки холодом) и др. показано, что эти методы расширяют возможности идентификации хромосом и позволяют выделять в геноме гибридов хромосомы родителей.

Весьма перспективным для идентификации хромосом растений являются методы дифференциального окрашивания хромосом с применением нуклеотидспецифичных флюорохромов. В докладе О. М. Раскиной (С.-Петербург) «G/R-подобная исчерченность слабоконденсированных районов хромосом *Festuca pratensis* Huds.» продемонстрированы впервые обнаруженные у растений G/R-подобные блоки эухроматических районов хромосом, а также АТ- и ГЦ-специфичные гетерохроматиновые блоки, выявленные при холодной обработке (24 ч при 3—6 °С). То же показано Е. О. Пуниной (С.-Петербург) на видах рода *Paeonia* в докладе «Цитохимическая неоднородность гетерохроматиновых районов хромосом двух видов рода *Paeonia*».

На Совещании был заслушан доклад А. А. Беляева, Е. О. Пуниной, В. Н. Паука (С.-Петербург) «Новые компьютерные программы хромосомного анализа» и продемонстрированы возможности автоматического и полуавтоматического анализа хромосом (измерение, ранжировка, составление идеограммы и др.) с помощью анализатора микро- и макроизображений. Разработанные сотрудниками лаборатории биосистематики и цитологии БИН и Государственного оптического института (ГОИ) программы позволяют анализировать хромосомы, изображения метафазных пластинок, ядерных структур с препарата, микрофотографии, рисунка. Имеются программы анализа дифференциально окрашенных хромосом, кроме того, можно строить гистограмму оптических плотностей по длине хромосомы и идеограмму с указанием положения дифференциально окрашенных сегментов. Есть возможность накапливать данные в памяти машины и использовать их при дальнейшей статистической или графической обработке.

Участники Совещания признательны всем членам оргкомитета за хорошую организацию этого мероприятия в столь трудное время, благодарят дирекцию и сотрудников БИН РАН за теплый прием.

В резолюции, принятой Совещанием, отмечено, что в представленных докладах отражено современное состояние кариологии и кариосистематики растений. На Совещании было решено усилить кариологическое исследование флор отдельных регионов, обращая внимание в первую очередь на изучение в этом отношении эндемичных, редких, исчезающих и хозяйственно-ценных видов растений, развивать работы по цитогенетическому мониторингу, уделяя особое внимание заповедникам и охраняемым районам. Участники Совещания выразили желание, чтобы вновь организованная Подсекция кариосистематики Секции систематики и географии сосудистых растений РБО (председатель Подсекции В. Г. Гриф, секретарь И. Н. Сафонова) координировала работу в области кариосистематики не только в России, но и в странах СНГ.

IV Совещание по кариологии растений решено провести в 1995 г. на базе Института биологии Коми филиала Уральского отделения РАН в г. Сыктывкаре. В оргкомитет Совещания ввести А. Н. Лавренко. Комиссии в составе В. Г. Грифа, Н. Д. Агаповой и Н. П. Сердитова поручить подготовить к IV совещанию проект кодекса по стандартизации описания хромосом и кариотипов растений.

Л. И. Свешникова

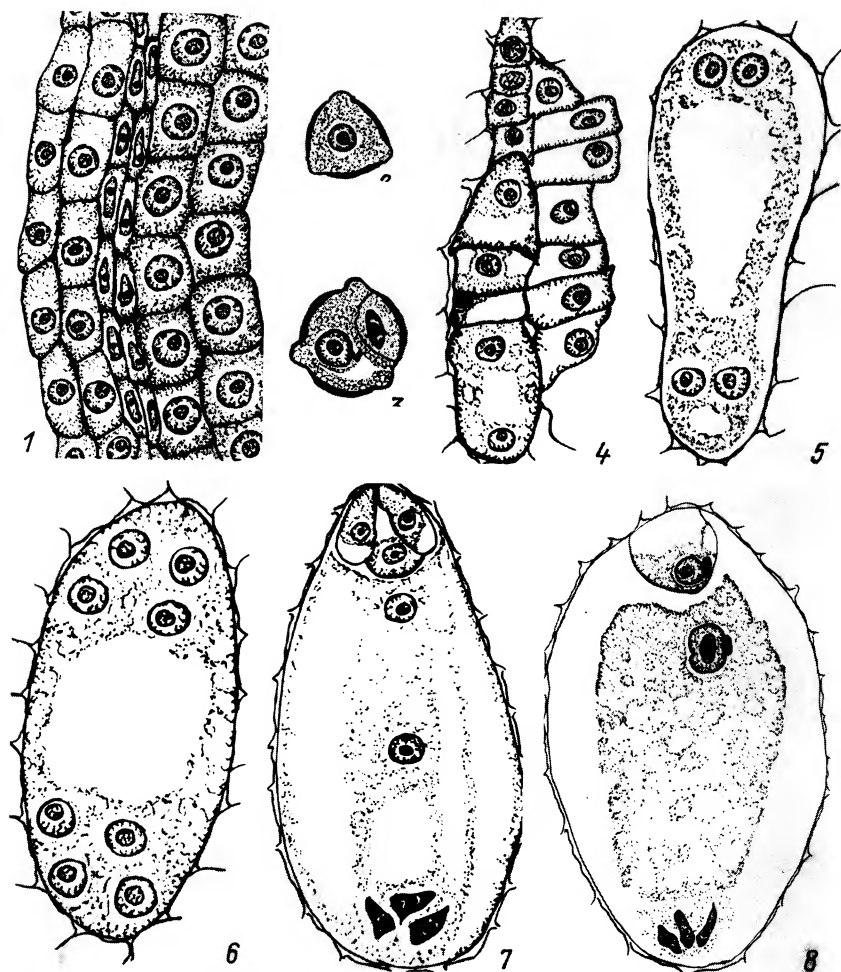


Таблица I.

1 — слои стенки пыльника: *сс* — 2 эфемерных средних слоя, *т* — 2 слоя тапетума, $\times 640$, *э* — эпидермис, *эн* — эндотей; 2 — 1-ядерное пыльцевое зерно, $\times 640$; 3 — 2-клеточное пыльцевое зерно, $\times 640$; 4 — линейная тетрада макроспор, $\times 640$; 5, 6 — 2- и 4-ядерные зародышевые мешки, $\times 640$; 7 — 8-ядерный зародышевый мешок с дегенерировавшими антиподами, $\times 640$; 8 — двойное оплодотворение, $\times 640$.

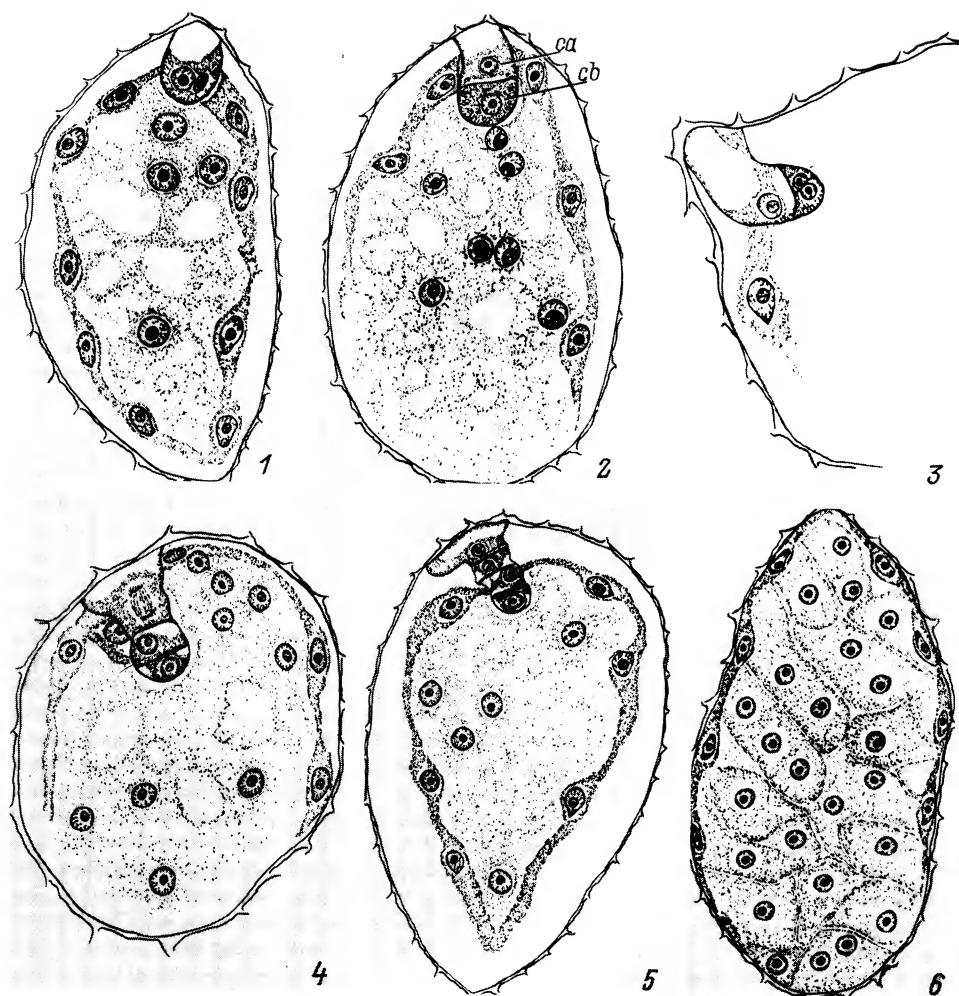


Таблица II.

1 — эндосперм с периферическим и центральным расположением ядер, яйцеклетка со спермием, $\times 640$; 2 — 2-клеточный проэмбрио, $\times 640$; 3 — поперечное деление апикальной клетки зародыша, $\times 640$; 4 — продольное деление апикальной и базальной клеток, $\times 640$; 5 — 2-клеточный подвесок с значительно расширенной базальной клеткой, $\times 640$; 6 — начало клеткообразования в эндосперме, $\times 640$. *cb* — базальная клетка, *ca* — терминальная клетка.



Таблица III. Продольные срезы семяпочки.

Разросшиеся клетки: 1 — эндотелий, заполненный дубильными веществами, $\times 250$; 2 — наружный интегумент с дубильными веществами, $\times 250$.

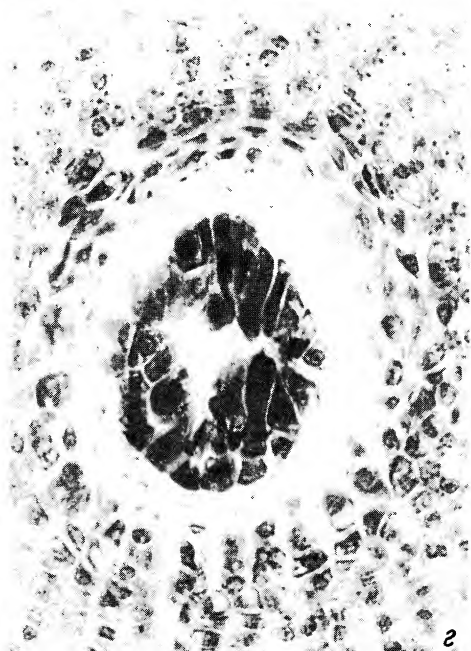
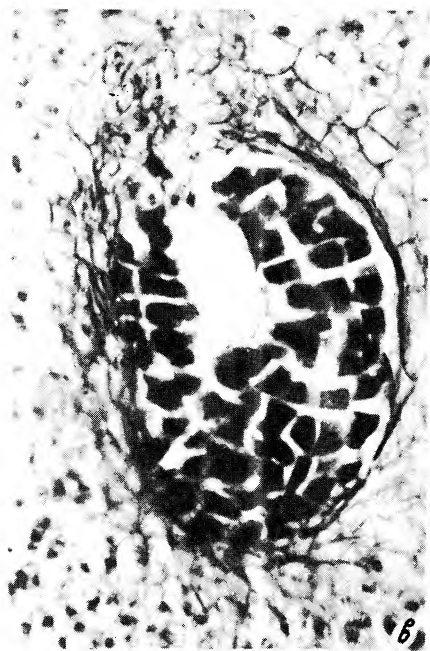
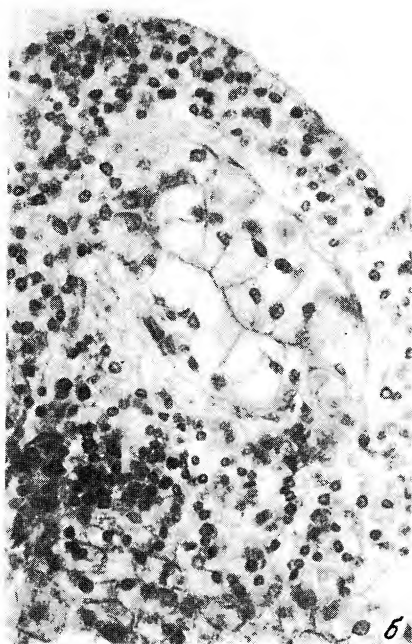


Таблица I. Зарастание полости зародышевых мешков клетками интегументального тапетума в комбинации скрещивания *Solanum stoloniferum* $\times$ *S. demissum*.

а — фрагмент завязи с семяпочками, 14 сут после опыления; *б* — заросшая полость зародышевого мешка крупными сильно вакуолизированными клетками эндотелия, 8 сут после опыления; *в* — зарастание полости неоплодотворенного зародышевого мешка густоплазменными клетками эндотелия, 8 сут после опыления; *г* — заросшая полость оплодотворенного зародышевого мешка густоплазменными клетками эндотелия, 10 сут после опыления.

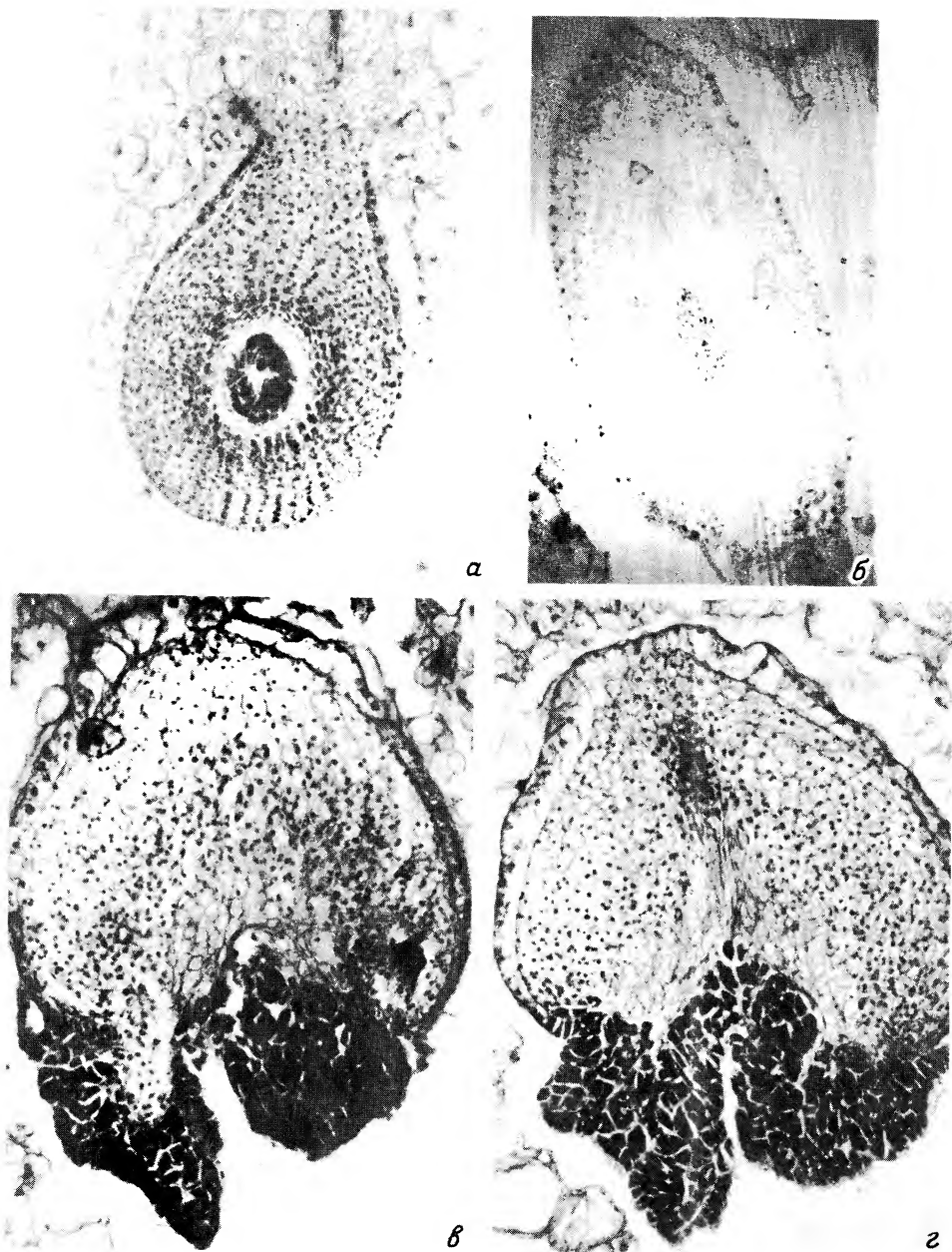


Таблица II. Соматопластическая стерильность в комбинации скрещивания *Solanum stoloniferum* × *S. demissum*.

а — семечка с заросшим оплодотворенным зародышевым мешком, 10 сут после опыления; б — семечка с заросшим зародышевым мешком, 20 сут после опыления; в, г — семечки с разросшимся интегументальным тапетумом, вышедшим за пределы зародышевого мешка, 14 сут после опыления.

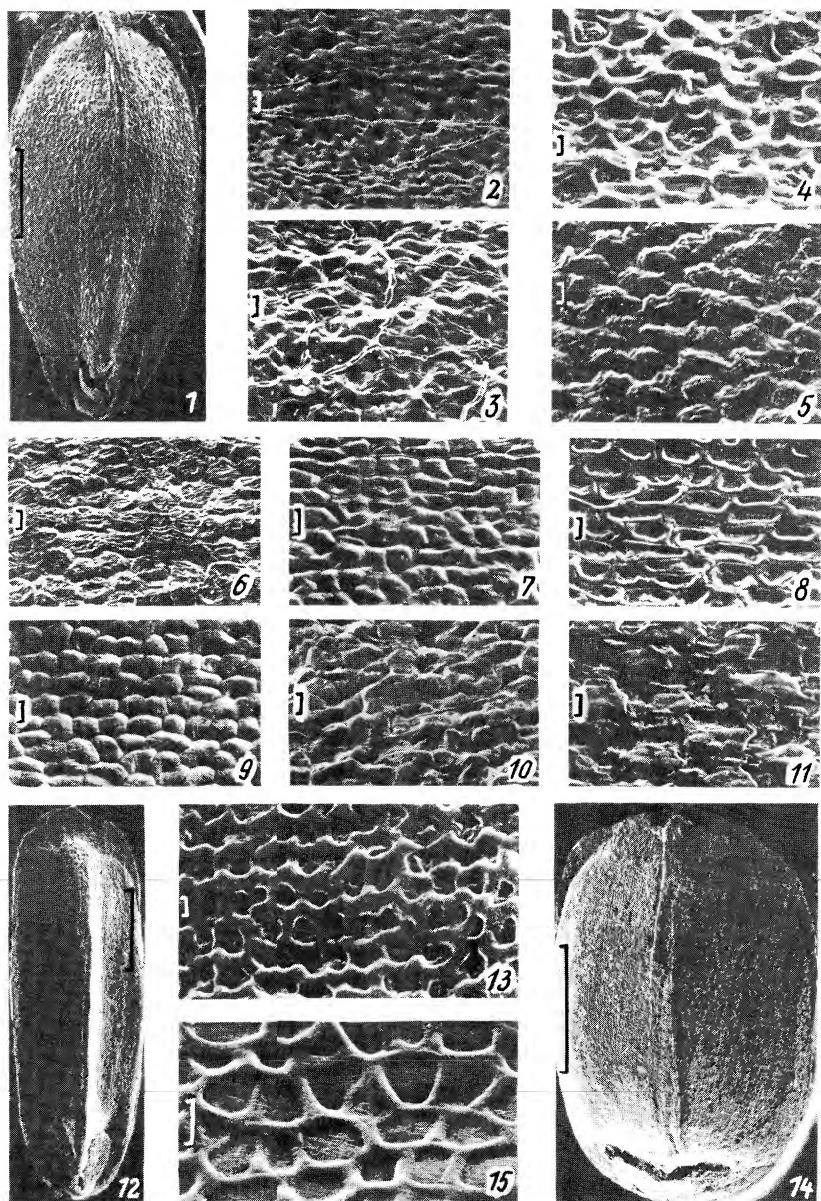
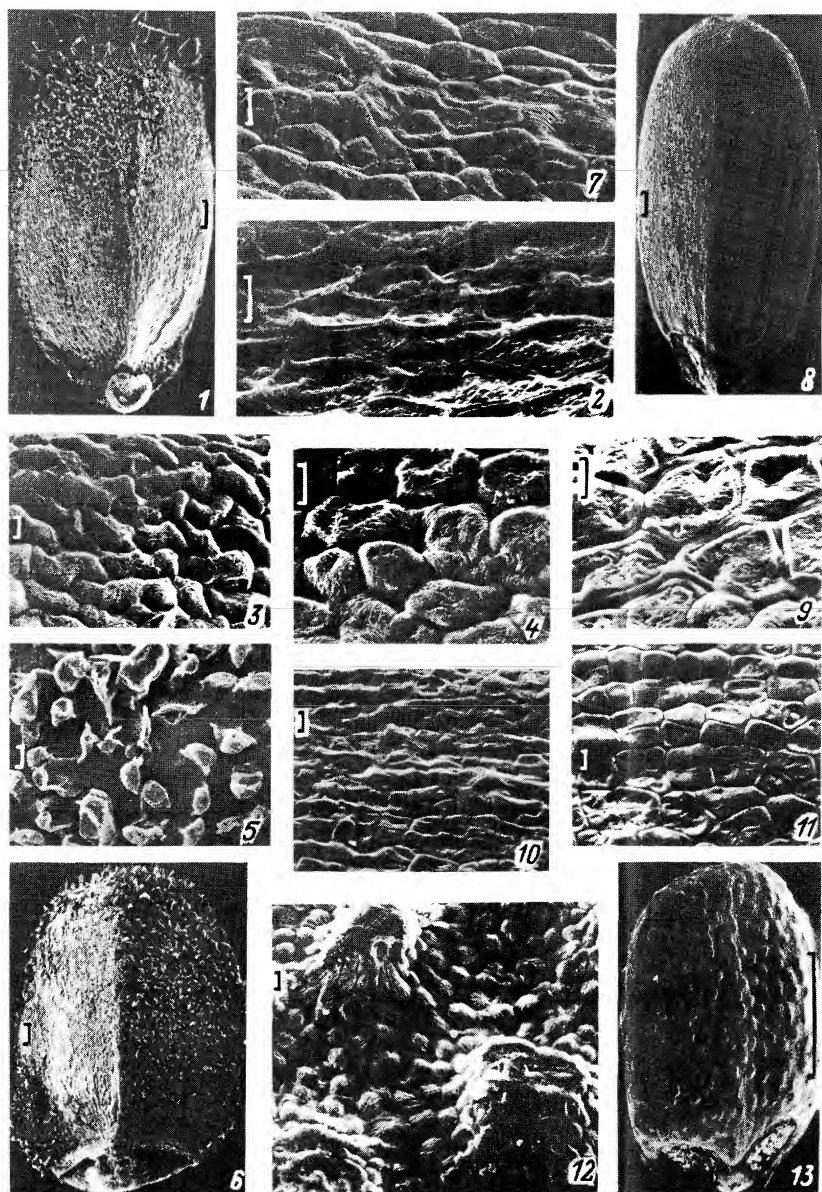


Таблица I. Эремы представителей трибы *Nepeteae*.

1 — *Dracocephalum heterophyllum*; 2 — *D. multicolor*; 3 — *D. stellerianum*; 4 — *D. fragile*; 5 — *D. integrifolium*; 6 — *D. grandiflorum*; 7 — *D. pinnatum*; 8 — *D. imberbe*; 9 — *D. spinulosum*; 10 — *D. nodulosum*; 11 — *D. bipinnatum*; 12 — *D. scrobiculatum*; 13, 14 — *D. argunense*; 15 — *D. palmatum*. 1, 12, 14 — общий вид; 2—11, 13, 15 — поверхность эремов: 2, 3, 7 — ямчатая, 4 — ямчато-зернистая, 5 — складчато-зернистая, 6, 9 — сетчатая, 10, 11 — неясносетчатая, 8, 13, 15 — ячеистая. Масштабная линейка: 1, 12, 14 — 1000; 2—11, 13 — 10 мкм.

Таблица II. Эремы представителей трибы *Nepeteae*.

1 — *Agastache nepetoides*; 2 — *A. rugosa*; 3 — *A. pallida*; 4 — *A. micrantha*; 5, 6 — *A. awrantiaea*; 7 — *Lophanthus dschuparensis*; 8 — *L. tschimganicus*; 9 — *L. schrenkii*; 10 — *L. subnivalis*; 11 — *Hymenocrater sessilifolius*; 12, 13 — *H. bituminosus*. 1, 6, 8, 13 — общий вид; 2—5, 7, 9—12 — поверхность эремов: 2—4, 9—11 — сетчатая, 5 — папиллюзная, 7 — плоскобугорчатая, 12 — бугорчатая. Масштабная линейка: 1, 6, 8 — 100; 2—5, 7, 9—12 — 10; 13 — 1000 мкм.

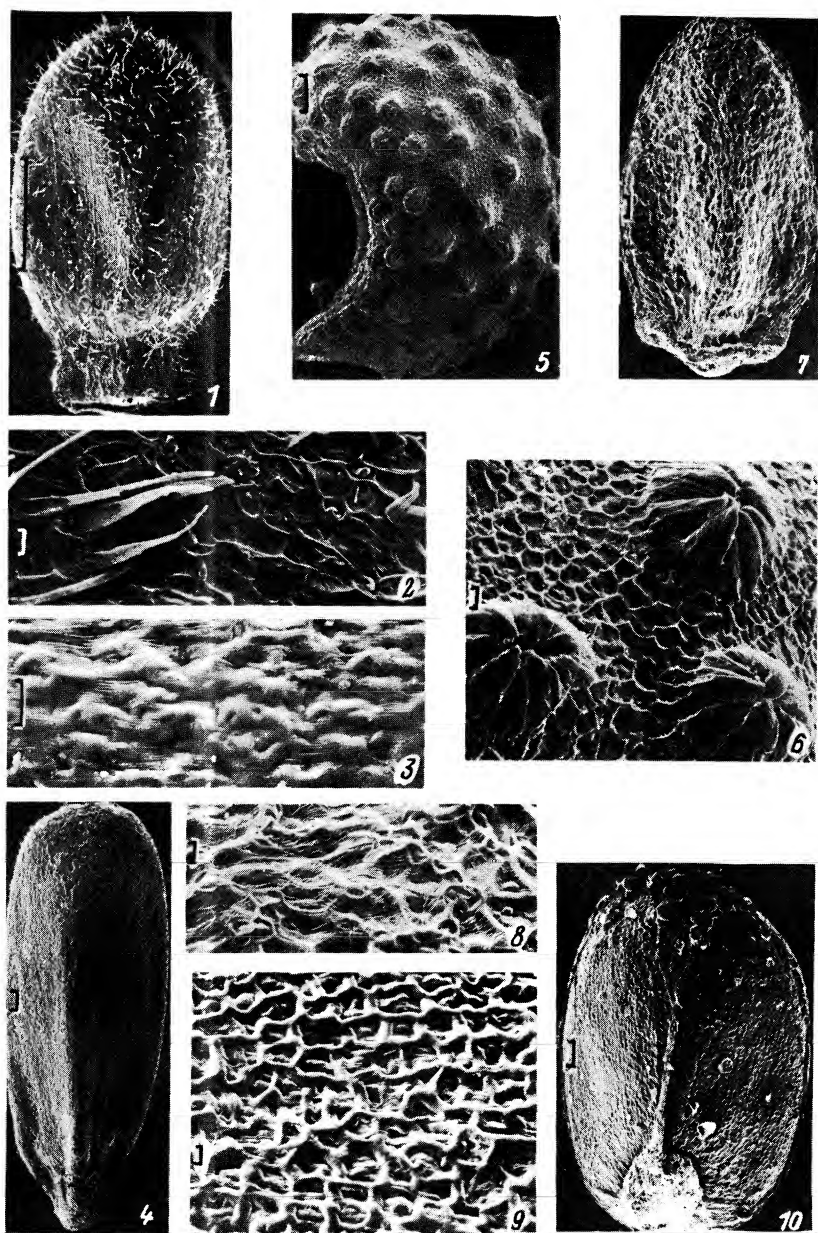


Таблица III. Эремы представителей трибы *Nepeteae*.

1 — *Meehanian urticifolia*; 2 — *M. pinfaensis*; 3, 4 — *Schizonepeta annua*; 5, 6 — *Drepanocaryum sewerzowii*; 7, 8 — *Glechoma hederacea*; 9, 10 — *Cedronella canariensis*. 1, 4, 5, 7, 10 — общий вид; 5 — вид сбоку; 2, 3, 6, 8, 9 — поверхность эремов: 2 — опушенно-сетчатая, 3 — неясносетчатая, 6 — бугорчатая, 8 — сетчато-петлевидная, 9 — ячеистая. Масштабная линейка: 1 — 1000; 2, 3, 6, 8, 9 — 10; 4, 5, 7, 10 — 100 мкм.

CONTENTS

	Page
Egorova T. V. On the «International code of botanical nomenclature adopted by the Fourteenth International botanical congress, Berlin, July—August, 1987»	1
Kuvajev W. B. The altitudinal distribution of vascular plants in the mountains of the Kronotskiy reservation (the eastern Kamchatka)	25
Holod S. S. The structures of the vegetation cover of the Wrangel island as the reflection of the landscape situation and its historical changes	49
Samoylov Yu. I., Tarkhova T. N. The analysis of phytogenic fields of solitary trees using the method of principal components	61
Yastrebov A. B., Lychanaya N. V. The study of phytogenic fields of trees in the lichen-moss pine forests	78
COMMUNICATIONS	93
Gachechiladze M. I. The embryology of <i>Primula bayernii</i> (Primulaceae)	93
Khvedynich O. A., Podgaetsky A. A. The somatoplastic sterility in interspecific hybridization of potato	96
Budantsev A. L. The ultrastructural features of fruit surface in some genera of the tribe <i>Nepeteae</i> (Lamiaceae)	100
Chernodubov A. I. The chemotaxonomical study of some species of the genus <i>Pinus</i> (Pinaceae)	109
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA	115
Mikheyev A. D. The synopsis of the species of the family <i>Papaveraceae</i> from the Caucasian flora	115
FLORISTIC FINDINGS	125
Zhurbenko M. P., Hansen E. S. <i>Lecanora geophila</i> and <i>Arctopeltis thuleana</i> (Lichenes) from the Siberian Arctic	125
Popov V. I. The new adventive species of vascular plants from the neighbourhood of St. Petersburg	127
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	128
Zhilin S. G. L. <i>Habli</i> , M. <i>Szakáli</i> . The Catalogue of leaf-fossil types preserved in Hungary. Budapest. 1989	128
CRONICLE	131
Roskov Yu. R. Third ILDIS (International Legume Database and Information Service) workshop	131
Gerasimova-Navashina E. N., Batygina T. B., Chebotar A. A. The XI International Symposium «Embryology and seed reproduction» (July, 3—7, 1990, Leningrad, USSR)	135
Sveschnikova L. I. The third conference of plant karyology. (St. Petersburg)	142

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Егорова Т. В. О «Международном кодексе ботанической номенклатуры, принятом Четырнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Берлин, июль—август 1987 г.»	1
Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений в горах Кроноцкого заповедника (восточная Камчатка)	25
Холод С. С. Структуры растительного покрова острова Врангеля как отражение ландшафтной обстановки и ее исторических изменений	49
Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент	61
Ястребов А. Б., Лычаная Н. В. Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках	78
СООБЩЕНИЯ	93
Гачечиладзе М. И. Эмбриология <i>Primula bayernii</i> (Primulaceae)	93
Хведынич О. А., Подгаецкий А. А. Соматопластическая стерильность при межвидовой гибридизации картофеля	96
Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов некоторых родов трибы <i>Nepeteae</i> (Lamiaceae)	100
Чернодубов А. И. Хемотаксономическое изучение некоторых видов рода <i>Pinus</i> (Pinaceae)	109
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	115
Михеев А. Д. Обзор видов семейства <i>Papaveraceae</i> флоры Кавказа	115
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	125
Журбенко М. П., Хансен Э. С. <i>Lecanora geophila</i> и <i>Arctopeltis thuleana</i> (Lichenes) из сибирской Арктики	125
Попов В. И. Новые заносные виды сосудистых растений окрестностей Санкт-Петербурга	127
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	128
Жилин С. Г. Л. Хабли, М. Сакай. Каталог типов листовых фоссилий, хранящихся в Венгрии. 1989	128
ХРОНИКА	131
Росков Ю. Р. Третий семинар ILDIS (Международная компьютерная база данных семейства бобовых и информационная служба по бобовым мира)	131
Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б., Чеботарь А. А. XI Международный симпозиум «Эмбриология и семенная репродукция» (3—7 июля 1990 г., Ленинград, СССР)	135
Свешникова Л. И. III Совещание по кариологии растений (Санкт-Петербург)	142